FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 33. BAND

DER GANZEN REIHE 133. BAND

ERSTES HEFT

MIT 34 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 1 TA

Nachlaß von Prof. N. Malta

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1938

Flora. N. F. Band 33	Heft 1	S. 1—110, Jena, 5. X. 1938

standen und deren Kultur aus verschiedenen Gründen fehlschlug. Wesentliche Besonderheiten dürften zudem diese Vertreter kaum aufweisen. Von den insgesamt ca. 30 einheimischen Farnen werden im folgenden 17 bzw. 20 beschrieben werden.

Die erforderlichen Jungpflanzen zog ich in den meisten Fällen aus Sporen im Gewächshaus heran, was in manchen Fällen erst nach vielen Mißerfolgen gelang. Als Substrat verwendete ich meist eine humöse Walderde, die vor der Sporenaussaat eine Stunde lang im Dampftopf erhitzt wurde. Zur Vermeidung von Fehlbeobachtungen, wie sie bei ausschließlicher Verwendung von Gewächshauspflanzen vorkommen können, sammelte ich mir auch Prothallien und Keimpflanzen am natürlichen Standort. Schon nach verhältnismäßig kurzer Zeit bekommt man einen sicheren Blick dafür, ob man es mit der Keimpflanze des einen oder des anderen Farns zu tun hat. Selbstverständlich muß anfangs die Weiterkultur derselben die ursprüngliche Diagnose bestätigen. In wenigen Fällen war ich ausschließlich auf natürliches Standortsmaterial angewiesen, da wiederholte Sporenaussaat nicht das gewünschte Ergebnis hatte oder mir Sporen nicht zur Verfügung standen. Bei der Beschaffung der Keimpflanzen von *Scolopendrium vulgare* unterstützten mich in dankenswerter Weise Herr Prof. Dr. Seybold und Herr Garteninspektor Steinberger-Heidelberg.

Im folgenden werden folgende Farne behandelt werden: *Athyrium filix femina; Aspidium filix mas, A. Dryopteris, A. spinulosum, A. lobatum, A. phegopteris; Asplenium trichomanes, A. septentrionale, A. ruta muraria, A. Adiantum nigrum; Cystopteris fragilis; Osmunda regalis; Blechnum spicant; Ceterach officinarum; Pteridium aquilinum; Polypodium vulgare; Scolopendrium vulgare.*

Bevor ich aber meine Beobachtungen und Ergebnisse mitteile, möchte ich einen Überblick geben über das, was fragmentarisch und sehr zerstreut an Einzelheiten über unser Thema vorliegt.

B. Bisheriger Wissensstand.

Das erste Blatt; Nomenklatur.

Leszczyc-Suminski (1848) behandelt ganz beiläufig die Form des ersten Blättchens von *Pteris serrulata*. Die auf dieses folgenden Blätter numeriert er fortlaufend. Ebenso ist die Ausdrucksweise Knys (1878). Leitgeb spricht von Primärblättern (1879). Kaufholz (1888) bezeichnet das erste Blatt als „Cotyledo", auf das „Primärblätter" folgen. Die auf letztere folgenden Blätter nennt er „Folgeblätter". Goebel (1882, 1887, 1896) nennt alle Blätter des Jugendstadiums „Primärblätter", vereinzelt auch „Jugendblätter" und setzt diese in Gegensatz zu den nachfolgenden „Folgeblättern", ohne daß er eine nomenklatorische Grenze festlegt. Lagerberg (1906) studiert die Entstehung und Form des „ersten" Blattes und vergleicht die Nervatur des „zweiten" Blattes mit dem „ersten" und den „späteren" Blättern. Bower (1917) spricht wieder von „cotyledo" und „juvenile leave"). Karpowicz (1927) gebraucht die Ausdrücke „erstes" Blatt, „2., 3., 4. Blatt" usw.

So ist festzustellen, daß keine einheitliche Bezeichnungsweise vorliegt. Eine solche ist aber notwendig, um Mißverständnisse und Verwechslungen zu vermeiden. Mit gutem Recht kann man das erste zur Entwicklung und Entfaltung kommende Blättchen als „Kotyledo" oder „Keimblatt" bezeichnen, wie dies Bower und Kaufholz bereits getan

haben. Damit ist eine scharfe begriffliche Unterscheidung gegeben zu den nächstfolgenden Blättchen, die nun zwischen der endgültigen Blattform, der Folgeform, vermitteln. Ich möchte daher für diese Zwischen- und Übergangsblättchen den Namen „Primärblätter" anwenden, obgleich mir dieser Ausdruck gerade nicht glücklich erscheint, da das allererste Blatt latinisiert Primärblatt hieße, also Verwechslungen mit dem oben vorgeschlagenen Ausdruck „Kotyledo" möglich erscheinen. „Folgeblätter" wären dann alle Wedel, die die endgültige Form der betreffenden Species haben. Zwischen ihnen und den Primärblättern besteht keine scharfe Grenze, da beide allmählich ineinander übergehen und die Primärblätter nur die Jugendform der Folgeblätter darstellen. Mit dieser Bezeichnungsweise wäre m. E. auch der Auffassung Bowers Rechnung getragen, der von „cotyledo, juvenile leave, adult leave" spricht. Im übrigen sei hier hervorgehoben, daß auch Wettstein (Handbuch, S. 351) bemerkt, daß sich bei den meisten Pteridophyten ein Kotyledo findet, obgleich dieser Terminus auch heute im allgemeinen nur bei den Phanerogamen und Gymnospermen üblich ist. Tatsächlich sind aber auch die Pteridophyten monokotyl oder dikotyl (Lycopodiinen, nach Wettstein).

Gestaltung von Kotyledo und Primärblättern.

Wie bei den Angiospermenkeimlingen die Kotyledonen gestaltlich von den Primärblättern meist sehr stark abweichen und die Primärblätter in mehr oder weniger zahlreichen Zwischenstufen zur Endform führen, ist auch bei den leptosporangiaten Farnen der gestaltliche und auch der organisatorische Unterschied zwischen Kotyledo und Folgeblatt ein sehr erheblicher. Beide Blattformen sind auch hier durch eine schwankende Zahl von Zwischen- und Übergangsstufen miteinander verbunden, so daß sich eine allmähliche Entwicklungsfolge ergibt, die uns die Organisation und den Aufbau des Folgeblattes aus den morphologischen Grundelementen gleichsam in vivo verfolgen und miterleben läßt. In wenigen Fällen bedarf es nur weniger Zwischenstufen von Primärblättern, bis die Endform erreicht wird, häufig ist aber eine stattliche Anzahl davon notwendig. Die Zeitspanne zwischen dem 1. Primärblatt, das auf den Kotyledo folgt, und dem ersten normalausgebildeten „typischen" Folgeblatt ist bei den einzelnen Arten recht verschieden. Viele unserer einheimischen Farne kommen bereits am Ende des 1. Vegetationsjahres zur Sporenbildung, so daß der Entwicklungszyklus nur 1 Jahr beträgt (z. B. *Ceterach officinarum, Asplenium trichomanes* u. a. m.), andere wiederum sind erst während des 2. oder 3. Vegetationsjahres zur Sporenbildung erstarkt (*Blechnum*

spicant, *Asplenium adiantum nigrum* usw.). Bei diesen Arten ist nur die endgültige Wedelform zur Sporenausbildung befähigt, während die Jugendblätter steril bleiben. Es kommt aber auch vor (*Asplenium ruta muraria*), daß die Primärblattform sehr lange und zäh unter gewissen äußeren Bedingungen beibehalten wird, ja daß sogar diese Primärblätter Sporen erzeugen, wie dies bereits Lagerberg (1908, S. 231) und Goebel (1928, S. 479) beobachten konnten. Erst nach einigen Jahren wird dann auch die eigentliche Fiederblattform ausgebildet. Ähnliche Verhältnisse schildert auch Troll (1937, S. 379) für die Hymenophyllacee *Stenochlaena aculeata*, die ebenfalls sehr lange mit Primärblättern wächst und erst spät sich zur Ausbildung der extrem asymmetrischen Fiederblätter entschließt.

Die Aufeinanderfolge der Primärblattstufen sowie ihre Form und Nervation sind nicht immer bei den Keimpflanzen der gleichen Art völlig gleich; es hängen vielmehr Gestaltung, Nervation und Größe des Kotyledos und der einzelnen Primärblattstufen weitgehend von deren Ernährung ab. Ein kleines Prothallium wird eben nur eine Keimpflanze mit kleinem Kotyledo erzeugen, ein großes eine Keimpflanze mit einem relativ großen Keimblatt. Auch die Anzahl der Zwischenstufen zwischen Kotyledo und 1. Folgeblatt wird stark von dem Ernährungsfaktor abhängen, indem eine kräftige Keimpflanze weniger Zwischenstufen benötigt als eine schwächliche [1]). So sind auch meine Abbildungen aufzufassen: Die Blattfolge wird nicht bei allen Individuen aus den eben angeführten Gründen übereinstimmen.

Der große Formenreichtum in der Blattbildung der Farne hat schon früh zu eingehenden Untersuchungen angeregt. So hat uns Ettingshausen (1864) in zwei Abhandlungen die mannigfaltigen Blattformen und Nervationstypen beschrieben und abgebildet. Diese Vielgestaltigkeit, wie sie an den Folgeblättern zu beobachten ist, liegt aber bei den Kotyledonen und den ersten Stadien der Primärblätter nicht vor. Darauf hat bereits Goebel (1889, S. 131) erstmals hingewiesen: „Die Primärblätter sind selbst bei Farnen, deren Folgeblätter sehr voneinander abweichen, übereinstimmend". Als Beispiel führt er *Scolopendrium off.* und *Asplenium ruta muraria* an: „Wir sehen sie (die Primärblätter) von gabelig geteilten Nerven durchzogen".

Goebel faßt weiterhin die Primärblätter als Hemmungsbildungen auf (1884, S. 254; 1889, S. 28 u. a. Stellen): „Der Entwicklungsgang der Primärblätter ist trotz aller äußeren Verschiedenheit mit dem der folgenden übereinstimmend, sie sind Hemmungsbildungen (1889, S. 131)". Man sei aber in der Lage, an jungen Farnpflanzen, die schon die ersten fiederigen Primärblätter ausgebildet haben, durch ungünstige äußere Umstände künstlich wieder die Form des 1. Primärblattes zu erzwingen, wie ihm dies an *Doodya caudata*-Keimpflanzen gelungen sei. Daß hier die Versorgung mit Reservestoffen die ihr zugeschriebene entscheidende Rolle spielen

1) (Vgl. auch Goebel, 1898, 1913, 1928, S. 131, S. 378 S. 490.)

soll, erscheint mir unwahrscheinlich; denn ich konnte an Rhizomverzweigungen von *Polypodium vulgare* Adventivpflanzen beobachten, deren 1. Blatt eine dem Primärblatt der Keimpflanze sehr ähnliche Gestaltung hatte, obwohl doch in solchen Fällen Reservestoffe genug zur Verfügung stehen. Derartige Rückbildungen sind m. E. nur als solche morphologisch zu deuten, aber nicht zu erklären.

Später (1913, S. 378) läßt Goebel allerdings die Frage wieder offen: „Es wird nicht immer leicht sein zu entscheiden, ob diese Farne solche sind, die auf der Bildung der Jugendblattform stehen geblieben sind oder ob sie ursprünglich höher gegliederte Folgeblätter besaßen, die später unter Verlängerung der Jugendblattform fortfielen". Auch Bower (1917, S. 700) drückt sich ähnlich aus: „In all such cases the question arises wether the simple structure is really primitive, or the result of reduction". Er neigt aber später (S. 660) zu der Ansicht, daß das Jugendblatt nicht als gehemmt anzusehen ist, sondern als „something similar to the primitive and fundamental type; while the adult leave is a promoted condition, and its higher development is consequent upon a phyletic advance in complexity comparable to that seen in the ontogeny". Ich möchte mich dieser zuletzt genannten Auffassung Bowers anschließen und werde später Gelegenheit nehmen, auf diese Anschauung zurückzukommen.

Überblicken wir die Arbeiten, die sich mit den ersten Blättern von Farnkeimpflanzen und deren Aufeinanderfolge befassen, so läßt sich folgendes zusammenfassen: Die älteste mir bekanntgewordene Angabe ist eine Zeichnung von Leszczyc-Suminski (1848), die das 1. und 2. Blatt von *Pteris serrulata* zum Gegenstand hat. Im Text wird aber darüber kein Aufschluß gegeben. Der erste Farn, der eine genauere Bearbeitung seiner Keimpflanze erfuhr, ist *Ceratopteris thalictroides* (Parkeriaceen). Ihm widmen Kny (1875), Leitgeb (1879), Goebel (1884) und Bower (1917) ihre Aufmerksamkeit. Der Kotyledo ist spatelförmig und von einem ungeteilten Nerven durchzogen, das nächstfolgende erste Primärblatt ist etwas größer und besitzt einen Gabelnerven, „die folgenden Blätter nehmen immer mehr an Umfang zu, erhalten gerundet rhombische Form, reicher verzweigte Blattnerven und eine schärfere Trennung von Stiel und Spreite. Beim 5. Blatt treten die ersten Andeutungen von Fiederung auf in Form seichter Einbuchtungen am oberen Teil des Blattes. Diese Einbuchtungen werden bei den folgenden Blättern rasch tiefer und nehmen von unten nach oben an Zahl zu, bis dann allmählich die definitive Blattform erreicht ist, bei welcher die primäre Blattspreite nur noch als ‚Spindel' der Seitenblättchen erscheint" (Goebel 1884, S. 254—255). — Bekannt sind die botanischen Wandtafeln von Kny (1878), auf denen u. a. auch eine Keimpflanze von *Aspidium filix mas* abgebildet wird. Ich werde darauf S. 32 zurückkommen. Eine ausführliche Schilderung der Blattfolge der Keimpflanze von *Pteridium aquilinum* geben Lagerberg (1906) und Bower (1917). Auch hierzu sei auf S. 45ff. verwiesen.

Einen ersten Versuch, die verschiedenen Keimpflanzentypen vergleichend zu betrachten, machte Karpowicz (1927). Er beschreibt knapp die ersten Sporophytblätter folgender Farne: *Polypodium vulgare*, *Asplenium ruta muraria*, *Scolopendrium vulgare*, *Blechnum spicant*, *Dryopteris thelypteris*, *Dryopteris filix mas*, *Cystopteris fragilis*, *Phegopteris polypodioides*, *Pteridium aquilinum* und *Athyrium filix femina*. Danach unterscheidet er drei Typen von Spreitenformen: 1. den Polypodiumtypus mit nicht gegliederter Blattspreite (*Polypodium vulgare*, *Scolopendrium vulgare*, *Blechnum spicant*), 2. den Dryopteristypus mit einem mittleren mehr oder weniger tiefen Spreiteneinschnitt (*Dryopteris*, *Polystichum*, *Athyrium* und

Onoclea struthiopteris) und 3. den *Phegopteris polypodioides*-Typus mit dreilappigem Primärblatt. Zu seinen Ergebnissen möchte ich erst bei Besprechung der betreffenden Farne Stellung nehmen.

Im übrigen liegen nur sehr vereinzelte, weitzerstreute und fragmentarische Angaben vor, die irgendwie eine Einzelheit über die Kotyledonen und Primärblätter mitteilen. Es handelt sich hier um folgende Arbeiten:

1. Goebel, 1882, S. 229: Keimpflanze von *Adiantum capillus Veneris.*

2. Goebel, 1887, S. 8: *Polypodium quercifolium*; S 15: *Platycerium alcicorne.*

3. Kaufholz (Schüler Goebels), 1888: *Osmunda regalis, Pteris hastata.*

4. Goebel, 1898, S. 130: Primärblätter von *Scolopendrium offic., Asplenium ruta muraria, Asplenium viride.*

5. Velenovski, 1905, S. 153—154: *Asplenium violascens, Asplenium trichomanes rigidum.*

6. Goebel, 1931, S. 283: Primärblatt von *Campylogramme Trollii.*

7. Beyerle, 1932, S. 627: *Polypodium aureum*; S. 643: *Drynaria heraclea*; S. 656: *Pteris tremula.*

8. Troll, 1937, S. 379: Primärblätter von *Stenochlaena aculeata.*

Allgemeines über die Nervatur der Farne.

Man unterscheidet bei den Farnen zwei Nervationsformen: 1. die offene und 2. die geschlossene oder Netznervatur. Bei letzterer verschmelzen die benachbarten Nerven bzw. deren Endigungen miteinander und bilden so in ihrer Gesamtheit ein Netzsystem. Wie dieses Netzsystem zustande kommt, hat Goebel bei einigen Polypodiaceen klargelegt (1922).

Unsere deutschen Farne haben mit Ausnahme von *Ceterach officinarum* alle eine offene Nervatur, wobei wieder verschiedene Nervationstypen unterschieden werden (vgl. Heidenhain, 1932). Über das Zustandekommen derselben liegen keine Untersuchungen vor. Zwar wurde die Ontogenese der normalen Wedel eingehend studiert, jedoch ließ man unverständlicherweise die Morphogenese vom Kotyledo bis zum Folgeblatt außer acht. Stritt man sich noch zu Ende des 19. Jahrhunderts um die Frage, ob der Farnwedel ein Monopodium oder ein Sympodium darstelle, so liegt dies wohl darin begründet, daß die Ontogenetiker das Scheitelzellwachstum als echte Dichotomie oder aber als Pendelwachstum auffaßten und die Morphologen nur die endgültige Wedelform und deren Organisation studierten, anstatt auch die Folge von Jugendblättern, die jener vorausgingen, zu berücksichtigen. Möhring (1887), ein Schüler Schwendeners, vertritt die Ansicht, daß für die Wedel von *Pteris aquilina* und *Polypodium vulgare* als Verzweigungsart das Monopodium anzunehmen ist. „Findet sich in der Mediane des Scheitels eine Stelle geringsten Wachstums, von welcher nach beiden Seiten Zellkomplexe sich vorschieben, so ist man auf eine dichotome

Verzweigung hingewiesen. Schiebt sich aber der Scheitel über die unter ihm entstandenen Sprosse mit überwiegenden Dimensionen vor, ohne seine Umrißlinie wesentlich zu ändern, so ist das Monopodium der Ausdruck solcher Verzweigung" (S. 14). Da nun letzteres stets der Fall ist, nimmt Möhring das Monopodium als Verzweigungsmodus an. Daß diese Annahme nicht immer zu Recht besteht, hat Goebel (Organographie, 3. Aufl., 2. Teil, S. 1179) nachgewiesen. Danach ist das Wachstum mit einer zweischneidigen Scheitelzelle in allen beobachteten Fällen ein sympodiales, indem abwechselnd das linke und das rechte Segment der Scheitelzelle im Wachstum gefördert wird, was Goebel als „pendelnd" bezeichnet. Dieses pendelnde Wachstum hat aber auch Möhring (1887) beobachtet: „Die Scheitelzellen kriechen gleichsam pendelnd in der Wachstumsrichtung weiter, aber der Scheitel rückt mit gleichbleibender Symmetrie vor" (l. c. S. 33).

Zweifellos ist die Auffassung Goebels richtig. Vergleicht man z. B. das Scheitelzellenwachstum einer *Chara* oder einer *Dictyota* mit demjenigen eines Farnwedels, so liegt der Unterschied ganz klar. Im ersten Fall ist das Ergebnis ein Monopodium, also eine einheitliche, aus einem einheitlichen Stück aufgebaute Hauptachse, im zweiten Fall ein Sympodium, eine Kettenachse (wie sie Hegi S. LXXI, Bd. I bezeichnet), welche aus den pendelnd geförderten Scheitelzellsegmenten hervorgegangen ist.

Goebels Schilderung ist eine Bestätigung der Beobachtungen Hofmeisters (1851), der auf Grund seiner Untersuchungen über das Scheitelzellwachstum der Farne und ihrer Wedel zu dem Ergebnis kam, daß die Verzweigung des Farnwedels eine sympodiale ist. Auch Sadebeck (1873) kommt zu der gleichen Ansicht. Es ist hier aber zu erwähnen, daß Hofmeister und Sadebeck unter sympodialer Verzweigung das Hervorgehen der Blattsegmente aus einer sogenannten sympodialen Dichotomie der Zellreihen am Scheitel verstehen. Man sieht, daß die Entscheidung, ob mono- oder sympodiale Verzweigung vorliegt, am Vegetationspunkt ebenso schwierig ist wie bei der Betrachtung eines fertigen Verzweigungssystems in ausgewachsenem Zustand, dem man auch nicht ohne weiteres sein Zustandekommen ansehen kann.

Was nun den Nervenverlauf betrifft, so ist zu sagen, daß die gabelige Nervatur bei weitem vorherrscht. Wir werden finden, daß sich alle Verzweigungssysteme der Nerven auf der Dichotomie aufbauen, indem neben der reinen symmetrischen Dichotomie, der Isotomie, eine ungleiche Förderung des einen Gabelastes, die wir mit Troll (1937) als anisotome Gabelung bezeichnen, auftritt. Ist einmal der linke,

das nächste Mal der rechte Gabelast jeder dichotomen Nervengabelung der geförderte, so setzt sich ein geförderter Ast auf den nächstunteren Plusast auf. Die so entstehende Achse stellt also die Summe aller Plusgabeläste (Podien) dar und ist demnach ein Sympodium, das also auf pendelnde Anisotomie zurückgeht (vgl. Troll 1937, S. 465ff.). Die geminderten Gabeläste (Minusäste) werden jeweils zu Seitennerven 1. Ordnung.

Daß das gabelige Aussehen auch wirklich auf Dichotomie zurückgeht, hat Goebel (1922, S. 12) untersucht. Das Scheitelzellwachstum der Primärblätter geht sehr frühzeitig vor dem Auftreten der Verzweigungen in Randzellenwachstum über. Wir finden dann außen ein Teilungsgewebe, das durch fortwährende perikline Teilungen immer neue Zellen liefert. Jedoch müssen wir zweierlei solche Meristeme unterscheiden: 1. ein kostales Meristem, das nur Blattnervenzellen erzeugt, und 2. ein interkostales, das zwischen den kostalen sich befindet und nur Mesophyllgewebe liefert. Die kostalen Meristeme leiten die Verzweigung der Blattnerven ein „und bilden dabei auch neues intrakostales Meristem, welches die beiden neuen Nervenäste voneinander trennt. Das zunächst intrakostale Meristem wird infolge der Gabelung zu einem interkostalen. Sobald nämlich das kostale Meristem ein bestimmtes Zellquantum erzeugt hat, sondert sich dieses in kostales und intrakostales Meristem." Dieser Sonderung der ganzen Zellgruppe in beide Meristemarten ist aber eine dichotome Teilung der Urrandmeristemzelle vorausgegangen (vgl. hierzu Goebel, 1922, S. 12).

Zusammenfassend können wir also sagen: Die Wedel der Farne stellen Sympodien dar und die Gabelung der Nerven beruht auf echter Dichotomie. Zu dem gleichen Ergebnis werden wir auch durch das Studium der Primärblattfolge kommen.

C. Hauptteil.

Die Kotyledonen unserer einheimischen Farne kann man nach ihrer Umrißform und der Beschaffenheit ihres Nerven in vier Gruppen einteilen; die morphologisch einfachste Blattform steht dabei am Anfang.

1. Die Kotyledonen sind spatel-, löffel- oder kreisförmig und von einem einzigen ungeteilten Primärnerven durchzogen, wie dies für *Ceratopteris* bekannt ist. Hierher gehören: *Polypodium vulgare, Scolopendrium vulgare, Asplenium septentrionale, Asplenium ruta muraria, Ceterach officinarum.*
2. Die Kotyledonen sind rundlich und von einem ungeteilten oder auch gegabelten Nerven durchzogen: *Blechnum spicant, Asplenium trichomanes, Osmunda.*

3. Die Kotyledonen haben terminal eine meist nur seichte Einbuchtung oder einen mehr oder weniger tiefgehenden Einschnitt, so daß sie zweilappig oder zweifiederig erscheinen. Ihr Nerv ist stets gegabelt. Ein Ast mündet in den einen, der andere in den anderen Blattlappen. Hierher gehören: *Aspidium filix mas*, *Aspidium lobatum*, *Aspidium spinulosum*, *Asplenium adiantum nigrum*.
4. Die Kotyledonen sind vier- und mehrfiederig. Sie besitzen einen medianen mehr oder weniger tiefgehenden Einschnitt und je einen seitlichen weniger tiefgehenden, so daß sie vierfiederig erscheinen. Hierher gehören: *Athyrium filix femina*, *Cystopteris fragilis*, *Aspidium dryopteris*, *Aspidium phegopteris* und *Pteridium aquilinum* u. a.

Die Anzahl der Nervenendigungen ist gleich der Zahl der Fiedern, und die Anzahl m der in einem isotom-symmetrischen Blatt aufeinanderfolgenden Dichotomien ergibt sich aus der Anzahl n der Nervenendigungen am Blattrand nach der Gleichung $n = 2^m$.

I. Gruppe: Farne mit einfachen ungeteilten Kotyledonen.

1. *Polypodium vulgare* L.

Zur Untersuchung verwendete ich ausschließlich Prothallien und Keimpflanzen vom natürlichen Standort, da mehrere Sporenaussaaten nach guter Keimung fehlschlugen. In der Natur keimen die Sporen sofort nach der Ausstreuung und liefern bis Herbst kräftige Prothallien, die meist auch bald Embryonen beherbergen. Im Januar und Februar fand ich die ersten Kotyledonen und in vereinzelten Fällen auch schon 2—3 blätterige Keimpflanzen, obwohl Frost herrschte. Man kann an besonders geschützten und geeigneten Stellen, am Fuße von Bäumen mit reicher Humusansammlung, ganze Prothallien- und Keimpflanzenrasen finden, die im Sommer alle Übergänge in der Entwicklung zeigen. Im ersten Vegetationsjahr kommen die Jungpflanzen allerdings noch nicht zur Sporifikation, dazu sind meiner Erfahrung nach 2—3 Jahre notwendig. Prothallien sowohl wie Keimpflanzen sind ebenso wie die ausgewachsenen Pflanzen sehr resistent gegen Frost und sommerliche Trockenheit.

Der Kotyledo (Fig. 1*a*) ist schmal, von etwa zungen- bis löffelförmiger Gestalt und im allgemeinen zwischen 2 und 5 mm lang einschließlich des kurzen Stiels, der allmählich in die Spreite übergeht. Der Blattrand und auch die Fläche sind mit kleinen Härchen sehr zerstreut besetzt. Der Primärnerv ist einfach, ungeteilt und reicht etwas über die Hälfte der Spreitenlänge hinaus, erreicht aber den Blattrand nicht. In ganz vereinzelten Fällen wies der Primärnerv eine mit dem unbewaffneten Auge nicht erkennbare unbedeutende Gabelung auf. Auf der Unterseite des Kotyledos allein stehen Spaltöffnungen. Die Epidermiswände von Ober- und Unterseite sind verschieden stark gewellt.

Bei Hofmeister (1851, S. 83, Fußnote) fand ich eine kleine Notiz, die besagt: „Bei einigen Farrn ist der erste Wedel ungeteilt,

eylanzettförmig; so bisweilen auch bei *Polypodium vulgare*, wo er indes nicht selten auch an der Spitze ungleich zweiteilig erscheint". Diese letztere Beobachtung beruht sicherlich auf einem Irrtum oder auf einer Verwechslung. Das 1. Primärblatt, also das zweite an der Keimpflanze zur Entwicklung kommende Blatt, ist, abgesehen von einer geringfügigen apikalen Einbuchtung (Fig. 1 *b*), äußerlich etwa so gestaltet wie der Kotyledo, jedoch durchzieht es ein in der Mitte der Spreite sich dichotom teilender Nerv, dessen beide Gabeläste aber nicht bis zum Blattrand reichen. Beide Äste sind gleich lang, der Nerv ist also isotom. Man kann aber sehr oft auch anisotom gegabelten Nerven begegnen, wodurch auch die ganze Blattspreite schwach asymmetrisch wird. In der in Fig. 1 gezeichneten Blattserie tritt dieser Fall nicht auf.

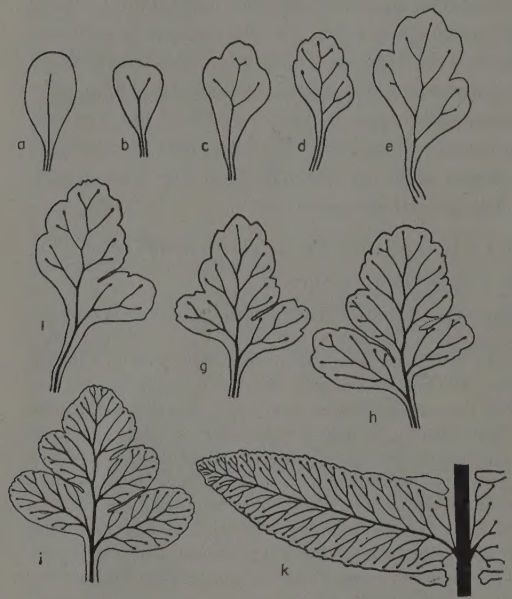


Fig. 1. *Polypodium vulgare* L. *a* Kotyledo; *b*—*i* aufeinanderfolgende Stadien von Primärblättern; *k* Seitenfieder 1. Ordnung aus der mittleren Zone eines fertigen Wedels. Vergr. *a*—*f* 3,2×; *g*—*i* 2,6×; *k* 1,6×.

Das 2. Primärblatt zeigt schwache Einbuchtungen des Randes. Der eine Ast des im 1. Primärblatt dichotom geteilten Nerven hat sich stärker entwickelt als der andere (Fig. 1 *c*). Er weist selbst eine Gabelung auf, an der abermals ein Gabelast stärker ausgebildet ist als der andere. Wir wollen künftig jedes Nervenstück bis zu einer Gabelungsstelle als „Podium" = Fußstück bezeichnen. Indem nun fortwährend abwechselnd rechts und links ein Gabelast gefördert bzw. gehemmt wird, entsteht so eine Achse, die sich aus den geförderten Gabelästen bzw. den Podien der einzelnen dichotomen Gabelungen zusammensetzt. Diese Achse ist also eine „Kettenachse", Scheinachse oder ein Sympodium auf anisotomer Grundlage. Verlängern wir in der Fig. 1 die

Podien bis zum Blattrande, so münden sie in die oben genannten Einbuchtungen. Diese sind nach Goebel (1922) auf eine geminderte Teilungstätigkeit des interkostalen Meristems zurückzuführen. Am Ende der Nerven finden sich die von Sadebeck (1902, S. 67) schon beschriebenen Wassergruben (Hydathoden), die Vertiefungen in der Epidermis der Blattunterseite darstellen und als Organe für die Wasserausscheidung aufgefaßt werden (vgl. Diels, 1902, S. 144/45). Sie erscheinen als knopfartige Verdickungen der Nervenenden und sind zuweilen schon am 1. Primärblatt vorhanden.

Beim 3. Primärblatt ist ein Mittelnerv deutlich (Fig. 1*d*). Durch fortgesetzte anisotome Gabelung der jeweils geförderten Gabeläste der vorangegangenen Gabelung setzt sich ein „Stockwerk" auf das andere auf. Die sympodiale Struktur ist hier klar erkennbar. Der bei der ersten dichotomen Gabelung im Wachstum zurückgebliebene Nervenast (Fig. 1*d* rechts unten) hat sich nun ebenfalls gegabelt. Gleichzeitig damit beginnt die Abgrenzung einer Seitenfieder, die beim 4. Primärblatt (Fig. 1*e*) schon deutlich abgesetzt ist. In der Seitenfieder setzt nun ebenfalls die anisotome Gabelung ein, wie sie oben für die Hauptachse geschildert wurde, die bewirkt, daß auch die Seitenfiedernervatur sympodial gebaut ist. In Fig. 1*f*—*i* sind die auf die beschriebenen Primärblättchen (*b*—*e*) folgenden Entwicklungsstadien wiedergegeben, die bei *i* schon die endgültige Folgeform erkennen lassen. Im rechten unteren Fiederchen der Fig. 1*i* z. B. ist bereits die anisotome Aufteilung der Seitennerven 2. Ordnung zu bemerken. Stets ist es der dem sympodialen Haupt- oder Mittelnerven abgewandte Gabelast, welcher sich weiter gabelt, wie es auch bei der Gabelung der Seitennerven 1. Ordnung stets der dem sympodialen Mittelnerven abgewandte Gabelast war, der die Bildung des Sympodialnerven einleitete. Die katadrome Nervenabzweigung ist eine zwangsläufige Folge der Gabelungsfolge nach dem Rechtslinkswechsel (vgl. Fig. 1*f* rechts unten).

Betrachten wir die Nervatur des fertigen *Polypodium*-Wedels, so finden wir eine Mittelrippe (Rhachis), die monopodial erscheint, die aber sympodialer Natur ist, wie die vorangegangenen Primär- und jungen Folgeblätter klar erkennen lassen. Am Ende der Rhachis kann man auch am endgültigen Wedel noch deutlich die sympodiale Entstehung sehen, indem der Mittelnerv zickzackförmig verläuft. Das gleiche gilt für die Seitenfiedern und deren Nervatur. Die Seitennerven 2. Ordnung sind ebenfalls sympodial gebaut (Fig. 1*k*). Zur Ausbildung von Fiedern 2. Ordnung kommt es bei *Polypodium* nicht. Man kann jedoch zuweilen in einem Polypodiumbestand Wedel finden, die eine deutliche Buchtung

der Fiedern 1. Ordnung zeigen. Die Einbuchtungen liegen in solchen Fällen stets zwischen zwei benachbarten sympodialen Seitennerven 2. Ordnung. Die Nervenabzweigung an den Seitenfiedern ist anadrom, d. h. die erste Abzweigung ist der Hauptachse zugewendet. (Hierzu vgl. auch die Abb. 172 bei Heidenhain, 1932.)

2. *Scolopendrium vulgare* Smith.

Die zur Untersuchung notwendigen Prothallien und Jungpflanzen sammelte ich im Oktober 1937 in einer feuchten Waldschlucht bei Obernhof (Lahn), wo *Scolopendrium* neben *Aspidium lobatum*, *Asplenium trichomanes* und *Asplenium adiantum nigrum* prächtig gedeiht. Die Aufzucht von Prothallien aus Sporen von einer Pflanze des Botanischen Gartens Heidelberg gelang mir erst in diesem Spätjahr 1937. Die in Obernhof gesammelten Prothallien und Keimpflanzen stammten sicherlich aus der Sporenreife 1937. Nach meinen bisherigen Beobachtungen bilden schon einjährige Jungpflanzen Sporophylle aus, die reife Sporen hervorbringen.

Nach Karpowicz (1927, Tafel 10, Fig. 15, 18, 19 und 20) soll der Kotyledo etwa Herzform haben und von einem, kurz nach dem Eintritt aus dem Stiel in die Spreite gegabelten Nerven durchzogen sein. Der Stiel geht allmählich in die Spreite über, welche am Rande und auf der Fläche mit mehrzelligen Haaren besetzt ist. Meine Nachprüfung ergab, daß in vielen Fällen, nämlich an besonders kräftigen Prothallien, der Kotyledo so gestaltet sein kann, daß er aber in den weitaus meisten Fällen einfach spatelförmig ist wie der von *Polypodium*. Er ist allerdings sehr klein, so daß er leicht übersehen werden kann (Fig. 2*a*). Selbst an Keimpflanzen mit 5—6 Primärblättern konnte ich meist noch den längst vermoderten Kotyledo freipräparieren, der spatelförmig war und einen ungeteilten, den oberen Blattrand nicht erreichenden Nerv besaß. Die Größe der Kotyledonen liegt zwischen 1,5(!)—5 mm.

Das 1. Primärblatt kann verschiedene Gestalt haben. 1. Es ist kurzgestielt, von etwa eiförmigem Umriß (Fig. 2b_1) und von einem in der Spreitenmitte einfach gegabelten Nerven durchzogen. 2. Es ist apikal sanft eingebuchtet, kurzgestielt, einfach-gabelnervig (Fig. 2b_2). 3. Es ist asymmetrisch, kurzgestielt und anisotom-gabelnervig (Fig. 2b_3). 4. Es ist wie ein kräftiger Kotyledo (b_2) gestaltet, hat aber einen Gabelnerven, dessen einer (in der Figur rechter) Gabelast wiederum gegabelt ist (Fig. 2b_4). Auf der Unterseite sämtlicher Kotyledonen und Primärblätter finden sich Spaltöffnungen. Der Blattstiel und ebenso Rand, Ober- und Unterseite der Spreite sind mit dreizelligen Haaren besetzt.

Das 2. Primärblatt ist je nach der Kräftigkeit und dem Ernährungszustand der Prothallien wieder verschieden gestaltet. Ich fand Formen, wie sie in Fig. 2c_1—c_5 abgebildet sind; c_1 und c_2 sind,

abgesehen von den Einbuchtungen bei c_1, gleichgebaut. Das Blättchen c_1 hat apikal und seitlich je eine seichte Einbuchtung, die beide in der Fortsetzung der Podien liegen (vgl. Goebel, 1930, S. 489). Das Blättchen c_3 zeigt isotome Gabelung des Primärnerven; jedoch hat sich

Fig. 2. Die Blattfolge an der Keimpflanze von *Scolopendrium vulgare* L. *a* Kotyledo; b_1—b_4 1. Primärblatt; c_1—c_6 2. Primärblatt; d_1—d_2 3. Primärblatt; *e* 4. Primärblatt. *f* linker unterer Wedelteil eines ausgewachsenen Folgeblattes, die isotome Gabelung zeigend. Vergr. *a*—*e* 2,3×; *f* 1,6×.

nur ein Gabelast weitergegabelt (in der Figur der linke), der auch in die Richtung der Blattlängsachse einrückt und so den Anfang der Sympodiumbildung macht. Er ist es auch, der sich allein dichotom teilt und somit die dritte Dichotomie in diesem Blättchen vornimmt. Die beiden nach den vorangegangenen Gabelungen im Wachtum zurück-

gebliebenen Gabeläste haben sich noch nicht weitergegabelt. Grundsätzlich gleich innerviert wie c_3 ist auch das Blatt c_4, das aber breiter entwickelt ist und darin dem Blättchen c_1 gestaltlich nahekommt. Das Blatt c_5 zeigt gegenüber c_4 eine Gabelung des in der Mediane liegenden und der seitlichen Gabeläste, die alle drei der zweiten (sekundären) Gabelung angehören. Das Blatt c_6 zeigt bereits einen sympodialen Mittelnerven, der sich aus 5 Podien, den Plusästen der aufeinanderfolgenden dichotomen Teilungen, zusammensetzt.

Nicht selten ist das Blatt c_5 auch erst das 3. Primärblatt, das auch wieder verschieden gestaltet sein kann. Auch seine Größe zeigt recht erhebliche Unterschiede. In Fig. $2d_1$—d_2 habe ich die häufigsten Fälle wiedergegeben. An beiden erkennt man deutlich den sympodialen Mittelnerven, der aus der fortgesetzten anisotomen Gabelung mit Rechts- und Linkswechsel entstanden ist. Er setzt sich in d_1 aus 5, in d_2 aus 6 Podien zusammen. Letzteres Blatt d_2 ist bei Goebel (1930, S. 489) abgebildet.

Das 4. Primärblatt (Fig. $2e$) ist nun meist sehr einheitlich gestaltet. Der sympodiale Mittelnerv ist noch deutlicher in Erscheinung getreten, und die Seitennerven zeigen alle eine isotome Gabelung: die beiden basalen Seitennerven eine doppelte, alle übrigen eine einfache Gabelung. Die nun folgenden Primärblätter leiten sehr schnell zu den normalen Folgeblättern über. Diese sind ungefiedert und von einer sehr starken Mittelrippe durchzogen, die monopodial erscheint, aber sympodial ist, wie es sich aus der Morphogenese der Jugendblätter ergeben hat. Die Seitennerven sind nicht anisotom wie bei *Polypodium*, sondern isotom, wie dies aus Fig. $2f$ ersichtlich ist. Am Ende der Nerven treten schon beim 4. Primärblatt (Fig. $2e$) Verdickungen auf, die wohl wie bei *Polypodium vulgare* als wasserausscheidende Organe zu betrachten sind.

3. *Ceterach officinarum* Willd. (*Asplenium ceterach* L.)

Prothallien und Keimpflanzen erhielt ich von Herrn Apotheker Dr. Feldhofen-Lampertheim (Rhein), der diesen Farn in seinem Garten kultiviert. Schöne kräftige Pflanzen sammelte ich mir während eines Aufenthaltes an dem Deutsch-italienischen Institut für Meeresbiologie in Rovigno an einem Kalkfelsen am Ende des Canal di Leme bei Rovigno im Jahre 1936, die heute eine Menge Prothallien und Keimpflanzen hervorgebracht haben. Die Aufzucht bereitet keine Schwierigkeiten. Die Pflanze an einem deutschen Standort (Maintal bei Miltenberg) aufzusuchen, war mir erst unlängst möglich. Die Ent-

wicklung von der keimenden Spore bis zur fertilen Pflanze dauert mindestens ein Jahr, doch haben die Lampertheimer Pflanzen erst 1937 Sori ausgebildet, was einem zweijährigen Cyclus entspricht.

Der Kotyledo der Keimpflanze kann zweierlei Formen aufweisen: 1. eine Herzform mit einer ganz schwachen apikalen Einbuchtung (Fig. 3*a*), dicht unterhalb welcher der ungeteilte Primärnerv endigt und 2. eine Nierenform mit einer breiten Einbuchtung und einem dichotom geteilten Nerven (Fig. 2*b*). Meist wird man die Nierenform finden. Hat aber eine Keimpflanze die besagte Herzform, die gestaltlich an den Kotyledo von *Polypodium* erinnert, dann ist das erste Primärblatt nierenförmig, wie es also bei vielen Keimpflanzen schon der Kotyledo ist. Die Blattform ist hier ebenso wie bei *Scolopendrium* nicht unbedingt konstant. Die für die Folgeform so charakteristischen Spreuschuppen der Blattunterseite finden sich bereits an der beschriebenen Nierenblattform in geringer Zahl (Fig. 6). Haarbildungen fehlen.

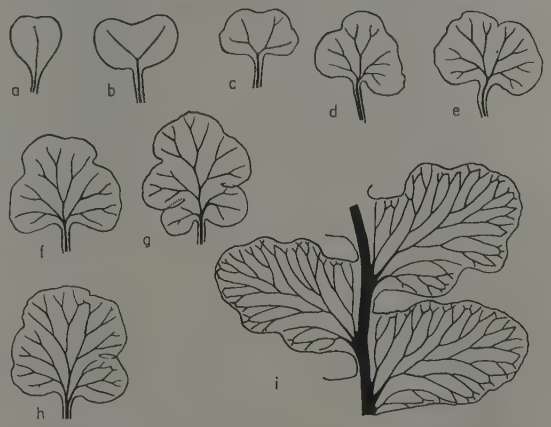


Fig. 3. *Ceterach officinarum*, *a*—*h* aufeinanderfolgende Blättchen; *a* Kotyledo; *b*—*h* Primärblätter. *h* zeigt die Verschmelzung der Nervenenden an einigen Stellen des Blattrandes. *i* Ausschnitt aus dem mittleren Teil eines ausgewachsenen Wedels mit 3 Fiedern, die eine Verschmelzung der Nervenenden zeigen.

Das 1. Primärblatt einer Pflanze, die einen herz- bis spatelförmigen, einnervigen Kotyledo ausbildete, hat die geschilderte dichotomnervige Nierenform (Fig. 3*b*). Das 2. Primärblatt (Fig. 3*c*), im äußeren Umriß nur wenig verändert, zeigt sekundäre Gabelung, die aber fast isotom zu nennen ist. Es ist nämlich nur der innere Ast der in Fig. 3*c* rechts stehenden sekundären Gabelung abermals gegabelt, was als die Fortsetzung des sympodialen Mittelnerven anzusehen ist. Beim 3. Primärblatt (Fig. 3*d*) hat sich der zuletzt genannte innere Ast weitergegabelt und ist in die Mediane eingerückt. Er erscheint so deutlich als Beginn des sympodialen Hauptnerven. Das 4. Primärblatt (Fig. 3*e*) weicht von der Ausbildung des 3. Primär-

blattes ab, indem nochmals völlige Symmetrie, also Isotomie, vorliegt, wenn auch der linke innere sekundäre Nervenast etwas kräftiger entwickelt ist. Bei den nächstfolgenden Primärblättern (Fig. 3*f* und *g*) wird der sympodiale Mittelnerv durch weitere anisotome Gabelungen verlängert. Dabei werden die jeweiligen Minusäste jeder Gabelung zu Seitennerven 1. Ordnung, die nun ihrerseits zu einem sympodialen Seitennerven erstarken werden. Auch die Abgliederung von Fiedern wird eingeleitet, wobei jedoch die Einbuchtungen nicht bis zur Rhachis vordringen.

In diesen Entwicklungsstadien kann man nun erstmals jene Netznervaturbildung beobachten, die den fertigen sporentragenden Wedel auszeichnet. In Fig. 3*h* kann man an zwei Stellen das Verschmelzen von benachbarten Nervenendigungen bemerken. Meist ist es so, daß zwei benachbarte Gabeläste unter Beibehaltung ihrer bisherigen Wachstumsrichtung aufeinander zuwachsen, bis sie sich schließlich berühren und verschmelzen. Freilich kann diese Verschmelzung mit Goebel nur so verstanden werden, daß das zwischen zwei kostalen Randmeristemen befindliche interkostale Meristem seine Tätigkeit eingestellt hat. Dadurch kam es allmählich zur Berührung und schließlich auch zur völligen Verschmelzung beider kostalen Meristeme. Goebel hat für die genannte Entwicklung noch mehrere Beispiele gegeben, indem er bei *Polypodium aureum* und *pustulatum*, *Aneimia Phyllitidis*, *Dryopteris Ghiesbregthii*, *Vittaria lineata* die Bildung der geschlossenen Netznervatur aus der dichotomen offenen Nervatur beobachtete (Goebel, 1922).

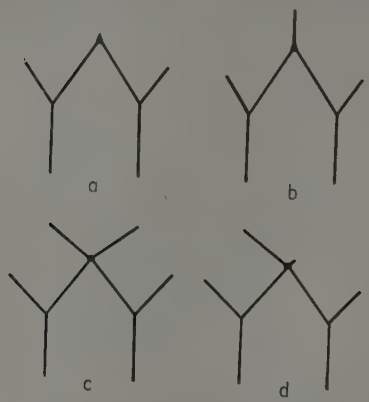


Fig. 4. *Ceterach officinarum*. Vier Entwicklungsformen der Nervenäste nach der Verschmelzung. (Vgl. Text!)

Nach der Verschmelzung der Nervenendigungen hört meist ein gemeinsames Weiterwachsen derselben auf. Es befindet sich dann am Verschmelzungsort eine Anschwellung des Nerven (Fig. 4*a*). Es kommt aber auch der andere Fall viel vor, daß beide Nervenenden nach der Verschmelzung noch ein Stück weit gemeinsam weiterwachsen (Fig. 4*b*) und dann so im Mesophyllgewebe blind endigen. Bekanntlich ist eine

solche Nervatur unter den Farnen weitverbreitet, besonders bei der Gattung *Polypodium* u. a. Ein weiterer Fall des Verhaltens der

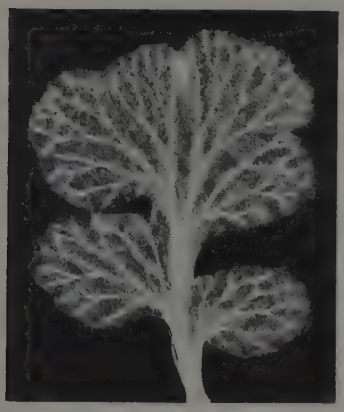


Fig. 5. *Ceterach officinarum.* 8. Primärblatt, Vergrößerung eines aufgehellten Präparats, die Randkommissuren zeigend.

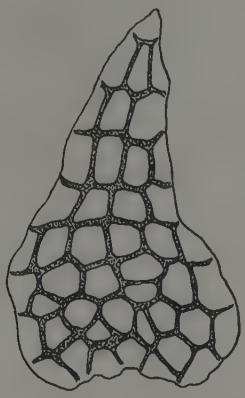


Fig. 6. *Ceterach officinarum.* Eine Spreuschuppe, wie sie an den jungen Primärblättern unterseits auftreten.

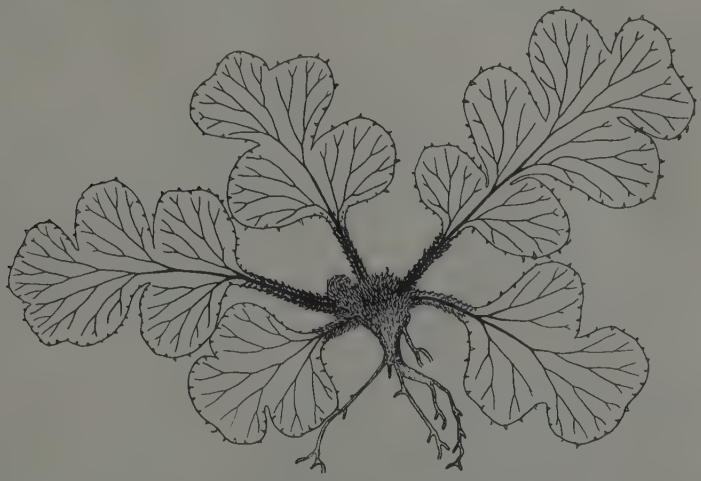


Fig. 7. Keimpflanze von *Ceterach officinarum* mit Primärblättern 5—9. Vergr. 3×. Erklärung im Text!

Nervenenden nach der Verschmelzung ist in Fig. 4*c* und *d* abgebildet. In Fig. 4*c* trennen sich die beiden Nervenäste unmittelbar nach der

Verschmelzung wieder, in Fig. 4*d* ist nur ein Nerv weitergewachsen. Diese vier Möglichkeiten finden sich nun bei den älteren Primär- und bei den Folgeblättern von *Ceterach offic.*

In Fig. 5 ist eine 3,4fache Vergrößerung eines mit Chloralhydrat aufgehellten älteren Primärblattes abgebildet, die die oben geschilderten Nervenkommissuren in der Randzone gut erkennen läßt. Sie stimmen in ihrer relativen Häufigkeit und in ihrer Form ganz mit denen an einem erwachsenen Folgeblatt überein. Von einem solchen sind in Fig. 3*i* eine linke und zwei rechte Fiedern aus der mittleren Fiederregion wiedergegeben.

Betrachtet man die Nervatur eines normalgroßen *Ceterach*-Wedels, so ist es wohl kaum möglich, zu entscheiden, ob Ana- oder Katadromie in der Verzweigung der Seitennerven vorliegt. Bei den jungen Folgeblättern einer Keimpflanze kann man aber leicht feststellen, daß es sich um Anadromie handelt.

Zur Abrundung des über die Blattfolge von *Ceterach officinarum* Gesagten sei noch auf Fig. 7 verwiesen, die eine junge Keimpflanze mit älteren Primärblättchen nach Entfernung der jüngeren Stadien zeigt. Das Übergreifen der Blattschuppen über den Blattrand ist ebenfalls angedeutet. Nervenkommissuren traten an diesen Primärblättchen an keiner Stelle auf.

4. *Asplenium ruta muraria* L.

Von diesem in der nördlichen Hemisphäre weitverbreiteten Farn Prothallien und Keimpflanzen am natürlichen Standort zu beschaffen, ist nicht schwer. Größere Prothallien konnte ich bereits im Februar und Keimpflanzen ab April an allen mir bekannten Standorten in und um Heidelberg finden. Auch bereitet die Anzucht aus Sporen keine besonderen Schwierigkeiten.

Die Sporenkeimung in der Natur findet nach meinen Beobachtungen meist nicht unmittelbar nach der Ausstreuung statt, sondern erst mit Einsetzen der herbstlichen Feuchtigkeitsperiode. Die Ruhepause von 2—3 Monaten nach der Sporenreife dürfte demnach durch die sommerliche Trockenheit der Standorte (Mauerritzen u. dgl.) bedingt sein.

Die jungen Keimpflanzen haben meist Primärblätter von „gerundet nierenförmiger Gestalt“ (Lagerberg, 1908, S. 231), die, wie bereits S. 4 hervorgehoben wurde, auch sehr lange und zähe beibehalten werden kann. Solche Nierenblättchen können sogar zu Sporophyllen werden.

Von *Asplenium ruta muraria* gibt es eine stattliche Zahl von erblichen Varietäten und Standortsmodifikationen. Ich fand im Sep-

tember 1937 bei Bad Blankenburg (Thüringen) eine Pflanze, die habituell fast mit *Asplenium septentrionale* übereinstimmte. Doch hat letzterer Farn ganz andere Primärblätter (vgl. Fig. 10). Die beobachteten Varietäten und Modifikationen beziehen sich aber nur auf die Folgeblätter, während nicht bekannt ist, ob die Primärblätter ebenfalls solche gestaltliche Abweichungen aufweisen können. Nach meinen bisherigen Beobachtungen scheinen solche nicht vorzukommen. Es bestehen aber oft erhebliche Größenunterschiede.

Der Kotyledo ist von Karpowicz (1927, Taf. 10, Fig. 8) als nierenförmig, sein Nerv als doppelt gegabelt, also mit vier Endigungen versehen, beschrieben worden. Nach meinen Erfahrungen sind Keimpflanzen mit solchen Kotyledonen selten. Der größte Teil der von mir beobachteten Kotyledonen war löffelförmig und ungeteilt-einnervig, der Rest nierenförmig und einfach-gabelnervig. Diese beiden Blattformen habe ich in Fig. 8*a* u. *b* abgebildet. Auch hier konnte ich die Feststellung machen, daß an Keimpflanzen mit löffelförmigem Kotyledo das 1. Primärblatt die Gestalt von Fig. 8*b* hatte, die, wie gesagt, bei anderen Keimpflanzen schon als Kotyledo auftritt. Besonders kräftige Prothallien können freilich Kotyledonen der von Karpowicz abgebildeten Gestalt (Fig. 8*c*) entwickeln, die im allgemeinen aber erst beim 1. bzw. 2. Primärblatt auftritt. Die löffel- sowie die nierenförmigen Kotyledonen tragen auf ihrer Unterseite Spaltöffnungen und sind allseits, auch am Spreitenrand und am Stiel, mit 1—2zelligen Haaren besetzt.

Das 3. Primärblatt (Fig. 8*d*) ist ebenfalls nierenförmig; seine Nervatur ist nach drei aufeinanderfolgenden isotomen Gabelungen noch symmetrisch. Die acht Nervenendigungen erreichen den Blattrand nicht. Letzterer erscheint durch unregelmäßige Auswüchse gezähnt; diese Zähne verleihen durch ihre Chlorophyllosigkeit dem Blättchen einen feinen weißen Saum. Unter- und Oberseite sowie Stiel und und Blattrand tragen 2- bis mehrzellige Haare.

Das 4. Primärblatt (Fig. 8*e*) besitzt auch noch eine isotome, symmetrische Nervatur. Durch vier aufeinanderfolgende Dichotomien entstehen 16 Nervenendigungen, die eine „fächerartige" Anordnung der Nerven vortäuschen; denn ein echter Nervenfächer, wie er z. B. bei *Adiantum reniforme* angetroffen wird, liegt nicht vor, da die 16 Nerven nicht in einem Punkte entspringen. Während die Nervengabeln beider Blatthälften nach dem Blattrande zu divergieren, laufen die inneren der Mediane benachbarten Nervenäste einander ungefähr parallel und lassen zwischen sich einen schmalen Gewebestreifen frei, der bis zur

ersten Gabelungsstelle beim Eintritt des Primärnerven aus dem Stiel in die Spreite hinabreicht (Pfeil!). Bei der Anlage der Fiedern des jüngsten Folgeblattes verschwindet dieser Streifen mehr oder weniger, und an seiner Stelle trennt ein Einschnitt beide Blatthälften als Fiedern voneinander (Fig. 8*h* [Pfeil!]). Goebel (1930, S. 489) gibt ein Primärblatt wieder, das in Form und Nervatur ungefähr dem Blättchen Fig. 8*e*

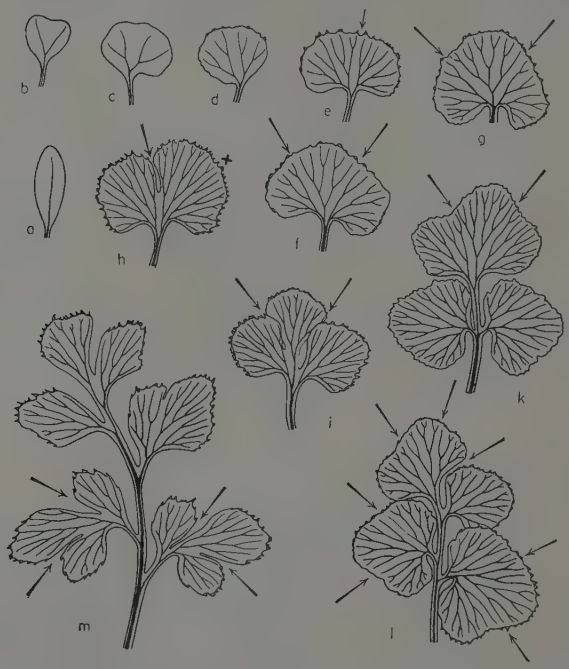


Fig. 8. *Asplenium ruta muraria*. *a* Kotyledo; *b*—*l* Primärblätter; *m* 1. Folgeblatt. Die Pfeile deuten die Stellen der Fiederbildung an den folgenden Blättchen an. Vergr. 3×.

entspricht, aber eine tiefe mediane Einbuchtung aufweist. Solche fand ich nie; es folgte nämlich auf dieses 4. Primärblatt noch nicht dieses zweilappige Fiederblatt, sondern das Blatt, wie es Fig. 8*f* oder auch Fig. 8*g* zeigt. Im Falle der Fig. 8*f*, also bei dem 5. Primärblatt. wird die Ausbildung eines sympodialen Mittelnerven eingeleitet, indem einer der beiden (in Fig. 8*f* der linke) an dem genannten schmalen Mittelstreifen angrenzenden Tochteräste des doppelt gegabelten Primär-

nerven im Wachstum gegenüber dem anderen gefördert wird und in die Mediane einrückt. In Fig. 8*g* tritt dieser geförderte Ast noch deutlicher in Erscheinung, zumal die restlichen Gabeläste des Primärnerven noch mehr zur Seite gerückt erscheinen. Solche Primärblätter können nun unter gewissen äußeren Bedingungen in gleicher Ausbildung an der jungen Keimpflanze noch mehrmals auftreten, ja diese kann sogar unter Umständen einige Jahre in diesem „Jugendstadium" verharren und selbst reife Sporen erzeugen (vgl. S. 4 u. 18). Im allgemeinen setzt nun die Fiederbildung ein. Das 7. Primärblatt (*h*) in der in Fig. 8 dargestellten Entwicklungsreihe hat in der Mitte an der mit einem Pfeil bezeichneten Stelle eine tiefe Einbuchtung, die, wie oben bereits kurz angedeutet wurde, sämtliche aus dem linken Gabelast des Primärnerven entstandenen Nervenabkömmlinge des beim Übertritt aus dem Stiel in die Spreite einfach gegabelten Primärnerven voneinander trennt, sodaß das Blättchen zweifiederig wird. Allerdings ist die rechte Fieder wesentlich größer; denn an der mit einem Kreuz bezeichneten Stelle des Blattrandes wird beim nächsten Blatt die nächste Fieder abgesondert, was in Fig. 8*i* durchgeführt ist. Die mittlere dieser nunmehr drei Fiedern, die aus der größeren Blatthälfte des vorherigen Blattes herausgeschnitten wurde, fungiert weiterhin als Mittellappen; er rückt in die Mediane ein und bildet durch rechts-links-wechselnde Anisotomie neue Fiedern. Die Fiederbildung beruht also auch hier auf pendelnder Anisotomie, und der Mittelnerv ist demnach sympodial gebaut. In Fig. 8*k* u. *l* sind zwei weitere Stadien der Fiederbildung gezeichnet. Die Stellen an der Endfieder, an denen die nächsten Seitenfiedern entstehen, sind wieder mit Pfeilen gekennzeichnet. Je mehr Seitenfiedern aber nun an der Rhachis stehen, um so mehr schreiten die untersten Fiedern ihrerseits zur Sekundärfiederbildung. In Fig. 8*l* habe ich an der rechten unteren und an der linken unteren Seitenfieder die Stellen

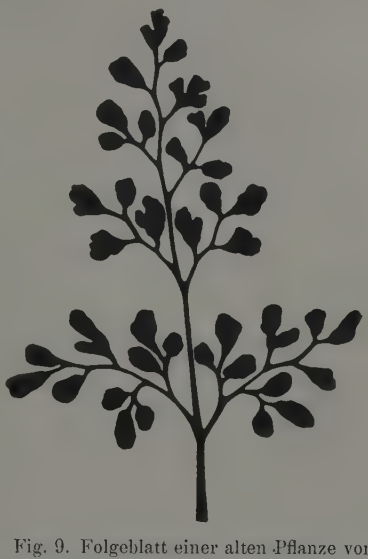


Fig. 9. Folgeblatt einer alten Pflanze von *Asplenium ruta muraria*, mit Tertiärfiederung. $^1/_2$ der nat. Gr.

mit Pfeilen bezeichnet, an denen im nächsten Entwicklungsstadium, wie es z. B. in Fig. 8 *m* abgebildet ist, tiefe Einbuchtungen auftreten werden, die zur Fiederung führen. Mit dieser Sekundärfiederung ist nun auch das normale Folgeblatt erreicht, das, wenn auch gestaltliche Modifikationen auftreten mögen, trotzdem in seiner Organisation und seinem Bau eine große Einheitlichkeit bewahrt.

Nicht selten wird man Pflanzen finden, bei denen die Sekundärfiedern Tertiärfiedern ausgebildet haben. Die der Rhachis zugewandten Sekundärfiedern haben dann stets drei Tertiärfiedern, während die nächstfolgenden nur mehr zwei bzw. eine Fieder aufweisen. (Vgl. Fig. 9, und Heidenhain, 1932, Abb. 146.)

5. *Asplenium septentrionale* Hoffm.

Einige Keimpflanzen fand ich im September 1937 in unmittelbarer Nähe der Sporenpflanzen an den Schieferhängen oberhalb des Schwarzatales bei Bad Blankenburg (Thüringen). Sie hatten erst wenige Primärblätter, so daß ich annehmen kann, daß sie aus der Sporenreife des Jahres 1936 stammen. Eine Keimpflanze war unter meinem konservierten Material, die erst drei Blättchen entwickelt hatte, darunter den Kotyledo. Im Dezember 1937 fand ich auf den Schutthalden der Porphyrfelsen am Hohen Kreuz bei Hochstein (Rheinpfalz) eine große Menge von Prothallien und Keimpflanzen in allen Entwicklungsstadien.

Die Blattfolge an der Keimpflanze ist in Fig. 10 dargestellt. Der Kotyledo (*a*) ist breitlöffelförmig und meist außerordentlich klein, so daß er leicht übersehen werden kann. Er wird von einem einfachen und ungeteilten Primärnerven durchzogen, der nahe am Rande endigt. Spreite und Stiel sind mit einzelligen Haaren zerstreut besetzt. Am Blattrand endigt aber fast jede Randzelle in ein Haar. Das 1. Primärblatt weist bei gleichbleibendem Umriß einen meist ungleichmäßig gegabelten Nerven auf (*b*). Das 2. Primärblatt (*c*) ist an seinem oberen Ende abgeplattet; sein Primärnerv ist isotom gegabelt, doch liegt die Gabelungsstelle viel höher als beim 2. Blättchen. Das 3. Primärblatt (*d*) weicht von den vorangegangenen insofern ab, als seine Spreite am oberen Ende eine schwache Einbuchtung aufweist, die genau über der Gabelungsstelle des Primärnerven liegt. Diese Einbuchtung wird beim 4. Primärblatt viel tiefer ausgebildet (*e*), sodaß das Blatt gefiedert erscheint. Damit ist die Form erreicht, wie sie für andere Farne (*Aspidium filix mas* usw.) in der 3. Gruppe (S. 32ff.) schon beim Kotyledo ausgebildet wird. Beim 5. Primärblatt sind beide Äste des Primärnerven abermals dichotom geteilt, und über jeder dieser beiden sekundären Gabelungsstellen erhält

der Blattrand eine Einbuchtung. Das Blatt ist symmetrisch (*f*), ebenso wie das 6. Primärblatt noch symmetrisch bleibt, da die sekundären Gabeläste sich zum dritten Male gabeln (*g*). Ja es kann der Fall nicht selten beobachtet werden, daß einige dieser tertiären Gabeläste eine vierte Dichotomie vornehmen, ohne daß dabei der äußere symmetrische Umriß verändert wird (*h*). Von nun an geht die Entwicklung zum Folgeblatt schnell vor sich, indem eine Blatthälfte gefördert wird (i_1—i_2). Der zurückgebliebene Blatteil wird zur ersten Fieder, der geförderte Blatteil

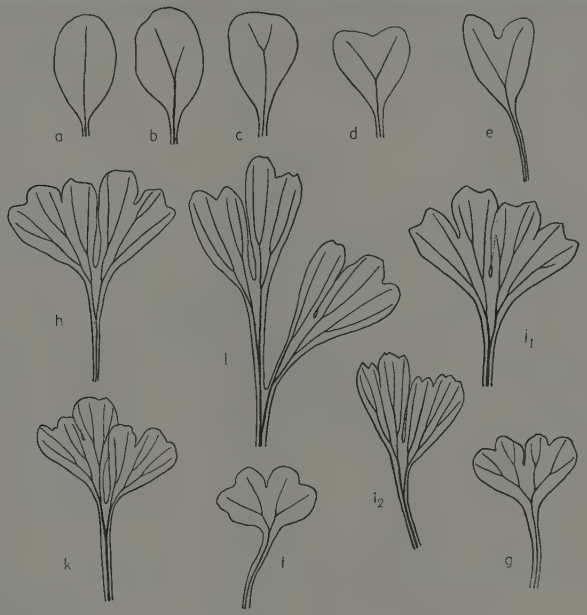


Fig. 10. *Asplenium septentrionale*. *a* Kotyledo; *b* u. *c* 1. u. 2. Primärblatt. *d*—*k* Primärblätter einer andern Keimpflanze; *l* 1. Folgeblatt. Vergr. *a*—*c* 6×, *d*—*l* 2×.

fungiert als „Mittellappen", indem er, wie oben bereits geschildert wurde, weitere Fiedern bildet (*l*). Unterdessen beginnt auch an der Basalfieder die Sekundärfiederung, wie es in Fig. 10 zu erkennen ist.

Asplenium septentrionale bildet dreierlei Arten von Folgeblättern aus, die in Fig. 11 *a*—*c* dargestellt sind. Hegi (Bd. I, S. 29) schildert die Blätter als „ungleich gabelig oder abwechselnd dreizählig gefiedert mit keilförmigen, lineal-lanzettlichen, meist gestielten, an der Spitze ungleich eingeschnittenen, 2—3zähnigen Abschnitten". Beide Blattformen (Fig. 11 *b* und *c*) kommen oftmals bei ein und derselben Pflanze neben-

einander vor. Bei Blankenburg fand ich jedoch eine Pflanze, die ich heute noch im Gewächshaus kultiviere, die neben den geschilderten beiden Formen *b* und *c* auch eine mit den Wedeln von *Asplenium ruta muraria* leicht zu verwechselnde Blattform (vgl. Fig. 9) besaß, die in Kultur auch an vielen meiner anderen Belegexemplare spontan auftrat (*a*). Beide Formen *a* und *b* ermöglichen das Verständnis des Blattes *c*, welches von den meisten Autoren als typisch abgebildet wird (Heidenhain, S. 251).

Gehen wir von der Form *a* aus, so erkennen wir, daß dieses Blatt aus drei- bis zweizähligen Fiedern besteht, die an Hand der geschilderten Primärblätter ohne weiteres verständlich sein dürften. Ich bezeichne die

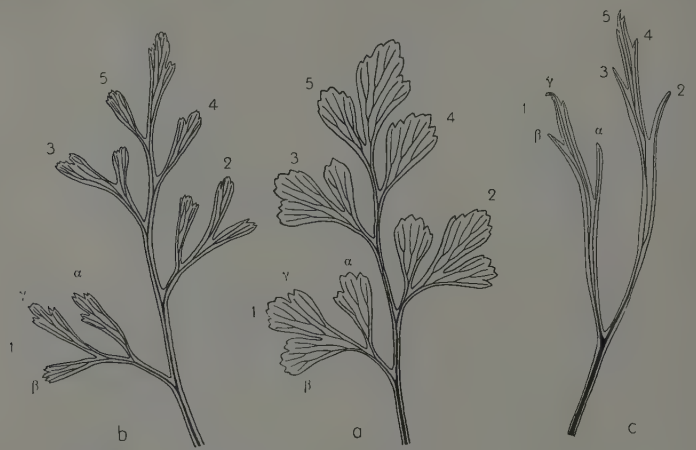


Fig. 11. Steriles (*a*) und fertiles (*b* u. *c*) Folgeblatt von *Asplenium septentrionale*. Vergr. 1,6×. Erklärung im Text!

Fiedern ihrer Altersstufe entsprechend mit 1, 2, 3 usw. und die Sekundärfiedern der linken Basalfieder von *a* mit α, β und γ. Betrachten wir das Blatt *b*, so finden wir dort die gleichen Fiedern der Zahl nach wieder, ihre Größe ist aber verschieden, auch ihre Nervenendenzahl ist geringer geworden. Es vollzieht sich also eine Reduktion der Spreitenfläche, der eine gewisse Reduktion der Nervenendigungen parallel geht. Beim Blatt *c* müssen wir nun nach dem Gesagten den linken mit 1 bezeichneten Blattabschnitt als linke Basalfieder bezeichnen, während der rechte, längere Abschnitt die Terminalfieder darstellt. Der Blattabschnitt 1 besitzt nur noch einzelne Zähnchen, die aber mit den Sekundärfiedern α, β und γ identisch sind. Das Fiederchen 2 entspricht dem gesamten Primär-

fiederchen 2 der Fig. 11 *a* u. *b*, das Zähnchen 3, 4 und 5 den jeweiligen Fiederchen 3, 4 und 5 der Fig. 11 *a* u. *b*. Diese Blätter der Form *c* sind also Reduktionsformen normaler gefiederter Folgeblätter, die zwar seltener auftreten, aber trotzdem zu beobachten sind: sie sind es in der Hauptsache, welche als Sporophylle fungieren, die an typischen Standortsexemplaren in dichten Büscheln herabhängen. Sie sind auf ihrer ganzen Unterseite dicht mit länglichen Soris bedeckt. Die Blätter der Form *b* kann man weniger als Sporophylle antreffen: sie scheinen nach meinen Beobachtungen auch die zu Beginn der Vegetationsperiode zuerst auftretenden Blätter zu sein, während die Blätter der Form *c* erst im Hochsommer erscheinen und vornehmlich als Sporophylle anzusehen sind. *Asplenium septentrionale* wäre demnach auch heterophyll zu nennen.

II. Gruppe.

Farne mit löffel- bis nierenförmigen Kotyledonen, aber mit Gabelnerven.

1. *Asplenium trichomanes* L.

Zur Untersuchung standen mir natürliches Standortsmaterial und auch aus Sporen im Gewächshaus spontan erwachsene Keimpflanzen zur Verfügung. Erstere sammelte ich am 14. Februar 1937 bei —3°C Außentemperatur in einer Lücke an einer nach NW gelegenen Mauer, welche mit etwas lehmiger Erde dünn belegt war. Die meisten Prothallien hatten schon 1—2 Blätter entwickelt. Ich nahm den ganzen Prothallien- und Keimpflanzenrasen mit und konnte nun im Gewächshaus die ganze Blattentwicklung beobachten. Im Herbst 1937 waren aus allen Keimpflanzen schöne kräftige, normalgroße Pflanzen erwachsen, die reichlich Sporen erzeugten. Danach ist anzunehmen, daß obige Prothallien aus der Sporenausstreuung des Jahres 1936 stammten. Die Frostresistenz ist umso erstaunlicher, als zwischen den Mauerritzen Grundwasser hervorsickerte, das zu Eiszapfen gefroren war. Auch die Erde, auf der die Prothallien wuchsen, war steif gefroren. Bemerken möchte ich noch, daß *Asplenium trichomanes* ein Blauschattenfarn ist, der an Standorten gedeiht, die fast nur das von Norden einstrahlende diffuse blaue Himmelslicht bekommen. (Vgl. hierüber Orth, 1937, S. 359/360 u. S. 423.)

Der Kotyledo ist entweder zungen- (Fig. 12 *II*) oder schwach herzförmig (Fig. 12 *Ia*), trägt also apikal eine seichte Einbuchtung, wie sie bereits bei *Asplenium ruta muraria* und bei *Ceterach officinarum* beschrieben ist. Sein Primärnerv ist aber, zum Unterschied von beiden eben genannten Farnen, stets — isotom oder anisotom — geteilt, und zwar schon unmittelbar nach dem Eintritt in die Spreite, selbst wenn

der Kotyledo zungen- bis löffelförmig ist. Haarbildungen sind selten. Der Blattrand wird von einem chlorophyllfreien Saum gebildet. Spaltöffnungen finden sich nur auf der Unterseite.

Das 1. Primärblatt (Fig. 12 *Ib* u. *III*) ist median tief eingeschnitten und dadurch zweifiederig und einfach gabelnervig (*III*), oder es besitzt außer dem medianen Einschnitt noch zwei schwache seitliche Einbuchtungen (*Ib*), ist dann aber doppelt-gabelnervig. Die Form *III* tritt meist dann auf, wenn der Kotyledo zungenförmig war, während *Ib* bei solchen Keimpflanzen zu beobachten ist, die den Kotyledo *Ia* haben.

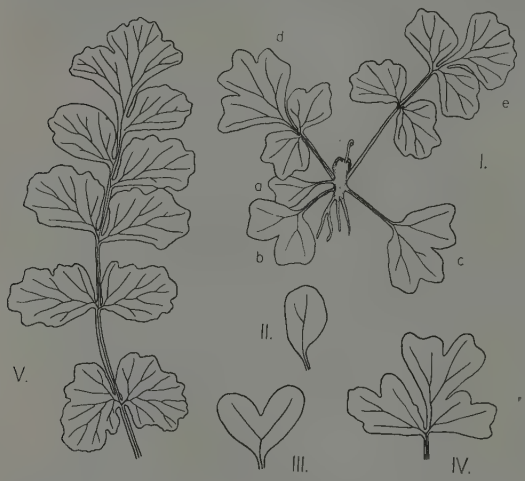


Fig. 12. Keimpflanze von *Asplenium trichomanes*. *I* junge Keimpflanze mit dem Kotyledo und den 1. Primärblättern; das 3. Primärblatt ist entfernt und in *IV* abgebildet. *II* löffelförmiger Kotyledo; *III* 1. Primärblatt an der gleichen Pflanze. *V* normales Folgeblatt. Vergr. 3,2×.

Das 2. Primärblatt (Fig. 12 *Ic*) ist meist länger gestielt als das erste und von einem 3—4mal gegabelten Primärnerven durchzogen, wobei eine Fieder oftmals um eine Gabelung der anderen Fieder voraus ist. Das Blatt ist dann asymmetrisch, wenn auch seine äußere Umrißform noch symmetrisch erscheinen mag.

Das 3. Primärblatt (Fig. 12 *IV*) gehört zur Pflanze *I* und folgt auf das Blatt *Ic*. Die in *Ic* geförderte (rechte) Fieder ist es, die im Blatt *IV* die 2. Fieder abspaltet, indem der nach unten schauende, seiner Entstehung nach primäre Gabelast zum Hauptnerven dieser Fieder wird, während der nach oben orientierte sekundäre Gabelast der geförderten Spreitenhälfte in die Mediane einrückt und die Bildung des sympodialen Mittelnerven einleitet. Damit ist auch schon die Folge der Primärblätter zu Ende; denn das nächste Blatt *Id* hat zwei seitliche Fiedern und leitet unmittelbar zur Folgeform über. Ganz deutlich als Folgeblatt erscheint das Blatt *Ie*, das schon 2 Fiederpaare ausgebildet hat. Die Nervatur

der ältesten Fiedern stimmt mit derjenigen in einem normalgroßen Wedel, wie es z. B. die Fig. 12 *V* zeigt, im wesentlichen überein. Sie ist in beiden Fällen sympodial. Erwähnen möchte ich noch, daß an den Seitenfiedern die erste Nervenabzweigung nach dem Wedelende zu erfolgt, so daß der nach unten gerichtete Gabelast den sympodialen Mittelnerven fortsetzt. Diese Art der Nervenverzweigung nennt man anadrom. Alle bisher besprochenen Farne hatten diese anadrome Nervenverzweigung. (Vgl. auch Heidenhain, 1932, S. 297, Abb. 171.)

2. *Blechnum spicant* With.

Bei diesem Farn war ich ausschließlich auf natürliches Standortsmaterial angewiesen, da mir die Aufzucht geschlechtsreifer Prothallien bis heute mißlang. Im Oktober 1936 sammelte ich mir an verschiedenen *Blechnum*-Standorten in der Umgebung Heidelbergs Prothallien und auch Keimpflanzen, die den Kotyledo und in einigen Fällen sogar das 1. Primärblatt ausgebildet hatten. Die Suche im Mai 1936 nach Prothallien am gleichen Standort verlief ergebnislos, jedoch fand ich Keimpflanzen mit 6—8 Primär- und Folgeblättern. Nachdem ich auch bei anderen Farnen die Beobachtung machen konnte, daß die Sporen unmittelbar nach der Ausstreuung — Oberflächenbodenfeuchtigkeit vorausgesetzt — keimen, kann es als sicher gelten, daß die Prothallien vom Herbst 1936 aus der Sporenreife des gleichen Jahres stammten. Der Entwicklungszyklus von der Spore bis wieder zur Sporophylle entwickelnden Pflanze dauert aber mehrere Jahre; nach meinen Aufzeichnungen wohl mindestens 4 Jahre.

Daß die Anzucht von Prothallien aus Sporen bisher stets mißlang, obwohl die Sporen keimfähig waren — ich verwendete das gleiche Sporenmaterial auch für meine keimungsphysiologischen Versuche (Orth, 1937) — dürfte mit irgendwelchen noch unbekannten besonderen Entwicklungsbedingungen zusammenhängen, die einer genaueren Analyse bedürfen. Auch Lagerberg (1908, S. 248) berichtet von den gleichen Mißerfolgen.

Der Kotyledo (Fig. 13*a*) ist von mir stets nierenförmig, nie löffelförmig beobachtet worden. Aus dem kurzen Stiel tritt der Primärnerv in die Spreite ein und gabelt sich sofort. Zwischen beiden Gabelästen findet sich apikal eine seichte Einwölbung, die die Nieren- oder Herzform bedingt. Haarbildungen (2—3zellig mit keulenförmiger Endzelle) unbedeutend und nur am Stiel und vereinzelt entlang den Nerven. Die Spaltöffnungen stehen nur auf der Unterseite; ihr Porus verläuft stets parallel den Nerven. Der Kotyledo kann auch asymmetrisch sein und einen anisotom geteilten Nerven haben (Fig. 13a_1).

Das 1. Primärblatt (Fig. 13*b*) weist an einigen Stellen des Blattrandes schwache Einbuchtungen auf, die jeweils in der Fortsetzung einer Gabelungsstelle liegen: die stärkere mediane Einbuchtung über der ersten Gabelung des Primärnerven, die schwächeren seitlichen Ein-

buchtungen über den beiden sekundären Gabelungsstellen. Wie aus der Figur ersichtlich, ist die Nervatur noch symmetrisch.

Das 2. Primärblatt ist breiter als das erste und infolge anisotomer Gabelung der sekundären Gabeläste asymmetrisch (Fig. 13*e*). Man kann jetzt schon erkennen, daß der innere sekundäre Gabelast (mit x bezeichnet) künftig die Bildung des sympodialen Mittelnerven einleiten wird, da er in die Mediane eingerückt und im Wachstum gefördert ist. Dies ist beim nächsten Primärblatt (Fig. 13*d*) noch deutlicher zu sehen, und beim 4. Primärblatt (Fig. 13*e*) zeigt sich die sympodiale Struktur des Mittelnerven ganz klar. Ferner ist daran oberhalb des linken und rechten je zu einem Seitennerven werdenden Gabelastes je ein Einschnitt als Beginn der Fiederung entstanden, der im nächsten Blatt (Fig. 13*f*) bereits fast bis zum Mittelnerven reicht. Indem nun weiterhin durch fortgesetzte anisotome Gabelung des Mittelnerven immer neue Seitennerven aus den Minusgabelästen gebildet und demnach auch Fiedern abgeschnitten werden, wird rasch die Folgeform erreicht (Fig. 13*g*—*k*). Daß auch die Seitennerven durch mehrmalige Anisotomie sympodialen Aufbau erhalten, geht aus den Abbildungen hervor. So ist nun auch die Nervation eines normalgroßen *Blechnum*-Wedels zu verstehen. Ihre Rhachisnerven sowohl wie die Seitennerven 1. Ordnung sind Sympodien, wenn auch eine monopodiale Verzweigung vorgetäuscht wird. Wie die Fieder (Fig. 13*l*) zeigt, entspringen dem Seitennerven viele Gabelnerven, von

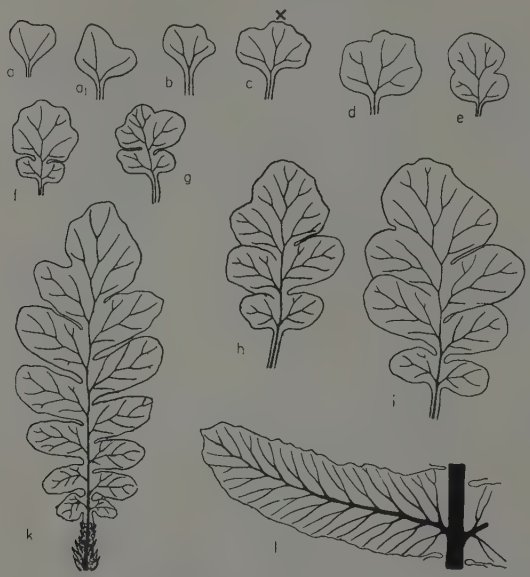


Fig. 13. *Blechnum spicant*. *a* u. a_1 Kotyledo; *b*—*g* Primärblätter; *h*—*k* die 1. Folgeblätter. Vergr. 3,2×. *l* Fieder aus der Wedelmitte. Vergr. 2×.

denen die basalen in der Nachbarschaft des Haupt- und Mittelnerven gelegenen manchmal noch ein weiteres Mal gegabelt sein können. Die Nervatur erscheint so kammartig gescheitelt.

Wie aus der Fig. 13*h*—*i* hervorgeht, ist der an einem Seitennerven 1. Ordnung zuerst abgehende Nervenast meist nach abwärts gerichtet. Die Seitennervatur ist also im Gegensatz zu allen bisher besprochenen Nervationsformen katadrom. Ausnahmen kommen fast nur an den jungen Übergangsblättchen zur Folgeform vor, wo teils anadrome, teils katadrome Verzweigung anzutreffen ist (vgl. Fig. 13*i* linke untere Fieder). Die Folgeform der Blätter zeigt aber ausnahmslos Katadromie, was ich an mehreren *Blechnum*-Wedeln festgestellt habe.

Die Sporophylle von *Blechnum* zeigen interessanterweise den Übergang zur Netznervigkeit. Die Seitennerven 2. Ordnung verschmelzen nahe dem Blattrande. Luerssen (1889) sagt S. 110: „Sekundärnerven der fertilen Blätter oder Segmente durch eine der Mittelrippe parallel ziehende Anastomose verbunden . . .“! Entlang dieser „Anastomosenreihe“ zieht der Sorus. Es handelt sich hier aber nicht um Anastomosen, also zwischen den Nervenendigungen „eingeschaltete Verbindungsstücke“, sondern um die Nervenendigungen selbst, die diese „Anastomosenreihe“ bedingen. Die Netznervigkeit wird hier genau auf die gleiche Weise, wie ich sie für *Ceterach* (S. 16f.) beschrieben habe, gebildet.

3. *Osmunda regalis* L.

Die Blattfolge dieses seltenen Farns ist mir leider nur aus Angaben von Bower (1917) und Kaufholz (1888) bekanntgeworden. Durch ein Mißgeschick gingen meine Prothallienkulturen verloren, so daß ich vorerst eine Nachprüfung der Angaben obiger Autoren noch nicht vornehmen konnte und einer späteren Arbeit vorbehalten muß. Bower schildert die Blattfolge an der Keimpflanze nur bis zur Entstehung der als Mittellappen bezeichneten Endfieder, während Kaufholz fortgeschrittenere Stadien zeichnet, die sich wohl unmittelbar an die Jugendblättchen Bowers anschließen lassen.

Es erscheint mir aus verschiedenen Gründen zweifelhaft, daß das von Bower (1917, S 666, Fig. 1*a*) wiedergegebene Blatt, welches ich in Fig. 14*a* wieder abbilde, wirklich auch der Kotyledo war. Ich möchte daher diese Frage offen lassen, jedoch im Rahmen dieser Arbeit die Angabe Bowers übernehmen. Der Kotyledo gleicht in seiner Gestalt und in seiner Nervatur den Primärblättern von *Asplenium ruta muraria* (vgl. Fig. 8*d*).

Bei dem 1. Primärblatt ist unter Beibehaltung der Nierenform (Fig. 14*b*) durch eine meist vierte, an manchen Stellen auch 5. Dicho-

tomie die Zahl der Nervenendigungen von 8 (4 + 4) auf 23 (12 + 11) erhöht worden, so daß das Blatt noch als symmetrisch bezeichnet werden kann. Ebenfalls symmetrisch ist auch noch das nierenförmige 2. Primärblatt (Fig. 14 *c*), wenn es auch an zwei Stellen eine 6. Dichotomie aufweist, welche die Gesamtzahl der Nervenendigungen auf 26 steigert.

Die Asymmetrie macht sich erstmals beim 3. Primärblatt (Fig. 14 *d*) in einer noch unscheinbaren Förderung der linken Spreitenhälfte

Fig. 14. Blattfolge an der Keimpflanze von *Osmunda regalis*. *a*—*g* nach Bower (1917, S. 666, Fig. 1). Vergr. 2×. *i*—*k* nach Kaufholz (1888, Tafel *I*, Fig. *d*, *e* u. *f*).

bemerkbar. Die Förderung äußert sich auch noch nicht in einer wesentlichen Vermehrung der Nervenendigungen, aber trotzdem ist eine geringe Flächenvergrößerung der linken Blatthälfte unverkennbar vorhanden.

Deutlich asymmetrisch aber ist das 4. Primärblatt (Fig. 14 *e*), was in der Flächenzunahme des linken Spreitenteils und der Vermehrung der Nervenendigungen auf 33 in diesem gegenüber 29 in der rechten Hälfte seinen sichtbaren Ausdruck findet.

Das 5. Primärblatt (Fig. 14*f*) ist ausgezeichnet durch den Besitz einer Mittel- oder Endfieder, deren Nerv dem der Mediane zugewandten Gabelast des sekundär geteilten Primärnerven des Kotyledos entspricht. Somit ist die asymmetrische Blattform auch in diesem Fall wieder Voraussetzung für die Nervenanisotomie und die sympodiale Struktur des nun durch fortgesetzte Rechts-links-Anisotomie des Endfiedernerven allmählich sich bildenden Mittelnerven des ganzen Blattes eindeutig erkennbar. Vor der Abgliederung weiterer Fiedern scheint nun aber bei *Osmunda* eine starke Kräftigung der Endfieder und auch der beiden ersten Seitenfiedern 1. Ordnung vonstatten zu gehen, wie dies aus Fig. 13*g* u. *h* ersichtlich ist. In diesen Entwicklungsstadien ist die Sympodialnatur der beiden die Seitenfiedern durchziehenden Nerven ebenso deutlich erkennbar wie in der Endfieder.

Das nun folgende Blatt wäre als 6. Primärblatt zu bezeichnen, es vermittelt aber gestaltlich bereits mit der Folgeform des *Osmunda*-Wedels, wenn auch erst die ersten Seitenfiedern 1. Ordnung angelegt sind. Die Anlage von Seitenfiedern 2. Ordnung wird nämlich erst beim nächsten Blatt (Fig. 14*k*) eingeleitet, das deshalb der Folgeform schon ähnlicher ist als das vorhergehende Blatt und deshalb auch als 1. Folgeblatt bezeichnet werden mag.

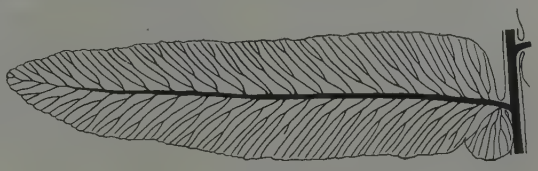


Fig. 15. Sekundärfieder aus der Wedelmitte von *Osmunda regalis*. Erklärung im Text!

Zum Vergleich sei noch auf Fig. 15 verwiesen, in der eine Fieder 2. Ordnung eines Folgeblattes dargestellt ist. Trotz der scheinbaren Scheitelung der Nerven ist die sympodiale Natur der Mittelrippe gegen das Ende der Fieder zu noch deutlich zu erkennen. Zur Ausbildung von Tertiärfiedern kommt es im allgemeinen nicht; doch kann man nicht selten an Fiedern 2. Ordnung am basalen Ende eine Andeutung einer Tertiärfiederung beobachten, wie es auch aus Fig. 15 hervorgeht. Diese einzige Tertiärfieder wird von dem ersten am Seitennerven 2. Ordnung abzweigenden Tertiärnerven innerviert. Diese Nervenabzweigung ist nach unten gerichtet, ist also katadrom.

Bower schreibt (l. c. S. 667) über die Beziehung von Nervatur und Fiederung folgendes: „The origin of the lower pinnae of the mature leaf is known to be monopodial. They arise in acropetal sequence below the apex and in the already massive organ from which they spring they cannot be traced as having any definite

relation to its apical segmentation." ... „It shows, that even a pinnate leaf is constructed on the basis of sympodial dichotomy, while the pinnae thus produced may be alternate, or apparently opposite, and owe their origin to monopodial branching." Dieser Ansicht Bowers kann ich in keiner Weise beistimmen. Es ist m. E. nicht zulässig, einerseits von einer sympodialen Konstruktion des Fiederblattes zu sprechen, für die Fiedern aber monopodiale Entstehung anzunehmen. Wie aus meinen bisherigen Ausführungen und Abbildungen hervorgeht, ist das ganze Blatt ein Sympodium: seine Fiedern werden von den jeweiligen geminderten Gabelästen der einzelnen Dichotomien innerviert.

III. Gruppe:

Farne mit zweifiederigen Kotyledonen.

1. *Aspidium filix mas* L.

Das Untersuchungsmaterial stammte aus Sporenaussaaten und vom natürlichen Standort.

Der Kotyledo (Fig. 16*a*) ist zweilappig durch einen meist tiefen medianen Einschnitt. Da *Athyrium filix femina* oft in Gesellschaft mit *Aspidium filix mas* vorkommt, konnte ich an dieser Form des Kotyledos die *Aspidium*-Keimpflanzen bald mit großer Sicherheit herausfinden. Wie noch auszuführen sein wird, sind die Kotyledonen von *Athyrium* in den weitaus meisten Fällen vierlappig (vgl. Fig. 20*a*). Der Stiel des Kotyledos von *Aspidium filix mas* (Abkürzung *A. f. m.*) geht ganz allmählich in die Spreite über. Der Primärnerv gabelt sich bald nach dem Eintritt in die Spreite in zwei Äste, von denen je einer in einen Blattlappen einmündet und dicht am Blattrande endigt. Das Blatt ist symmetrisch. Man kann aber bisweilen auch asymmetrische Kotyledonen antreffen, bei denen wie in Fig. 16*b* eine Spreitenhälfte gefördert ist und ein Ast des Primärnerven sich abermals gegabelt hat. (Vgl. hierzu auch Knys Botanische Wandtafel Nr. 100, Fig. 3!) Ferner kann man gelegentlich vierlappige Kotyledonen mit einem tiefen medianen und zwei schwachen seitlichen Einschnitten finden, die man mit den Kotyledonen von *Athyrium filix femina* verwechseln könnte. Nach einiger Übung jedoch wird einem eine solche Verwechslung nicht mehr vorkommen, da die Blättchen von *Aspidium filix mas* viel satter grün gefärbt sind als diejenigen von *Athyrium filix femina.* Solche vierfiederige Kotyledonen (Fig. 16*c*) besitzen auch einen vierendigen Nerven, welcher aus zwei aufeinanderfolgenden Gabelungen des Primärnerven entstanden ist. Jeder Nervenast mündet in eine Fieder. In Fig. 16*d* habe ich einen ausnahmsweise fünffiederigen Kotyledo abgebildet, dessen Bau aus der Abbildung leicht verstanden wird. Solche fünffiederigen Blätter treten im allgemeinen erst als 1. Primärblatt auf.

Meist sind die letzteren aber schon 6—7zipfelig, wie aus Fig. 16*e* u. *f* ersichtlich ist. Bei ihnen ist die Isotomie in Anisotomie übergegangen, indem der akroskope Nervenast der rechten Spreitenseite gefördert ist. So entsteht eine Mittelfieder, die durch fortgesetzte Anisotomie im Rechts-links-Wechsel weitere Fiedern abgliedert. Die im Wachstum zurückgebliebene Fieder des Kotyledos wird zur ersten Seitenfieder und der sie durchziehende Nerv wird fernerhin auch sympodial.

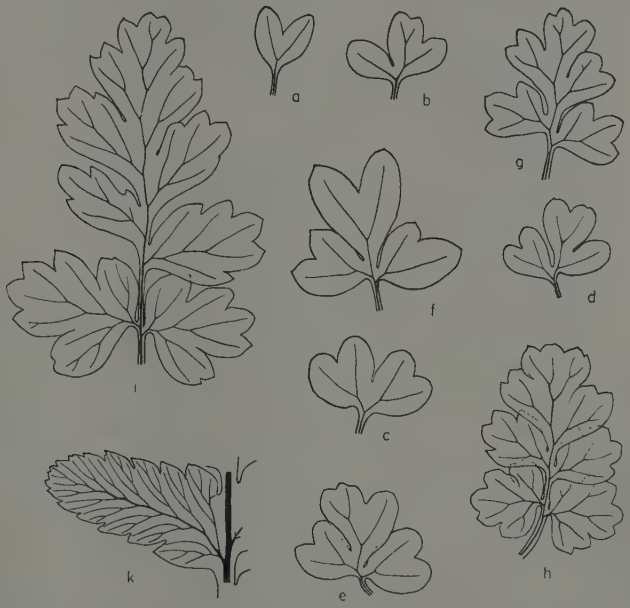


Fig. 16. *Aspidium filix mas.* *a—d* verschiedene Formen des Kotyledos. *e—i* Primärblätter, *k* Sekundärfieder aus der Mitte einer Fieder 1. Ordnung. Vergr. 2×.

Beim 2. Primärblatt (Fig. 16*g*) sind an dem obengenannten Mittellappen drei weitere Fiedern abgegliedert worden, so daß das Blättchen nunmehr fünffiederig erscheint. Die beiden unteren Fiedern zeigen bereits den Beginn der Sekundärfiederung, indem der innere Ast ihres jeweiligen Gabelnerven (vgl. Blättchen *e* u. *f*) zum Seitennerven 2. Ordnung wird. Die Nervatur ist also auch anadrom. Das 3. Primärblatt (Fig. 16*h*) ist kräftiger als das vorhergehende; seine beiden Basalfiedern besitzen einen deutlich erkennbaren sympodialen Mittelnerven, und deren Fiederung ist stärker als beim Blättchen *g*.

Der weitere Entwicklungsgang bis zum endgültigen Wedel ist nun schon vorauszusehen: Mit der fortschreitenden Neubildung von Fiedern an der Mittelfieder erstarken auch die Seitenfiedern 1. Ordnung mehr und mehr, bis sie selbst wieder sekundär gefiedert werden, wie die Hauptachse eine Zeitlang in die Länge wachsen und ihre durch pendelnde Anisotomie entstandenen eigenen Mittelnerven ausbilden. Eine tertiäre Fiederung wird zwar noch eingeleitet, es kommt aber nur zu einer Zähnelung, höchstens zu einer Fiederspaltigkeit, nicht zur Fiederung selbst, indem die Einschnitte im Blattrand nicht bis zur Blattmediane reichen. Vgl. hierzu Fig. 16*i* u. *k*!, und Heidenhain (1932, S. 277, Abb. 161). Aus den dürftigen Angaben von Karpowicz (1927) kann nichts entnommen werden.

2. *Aspidium lobatum* Sw. und *Aspidium spinulosum* Sw. *(A. lob., A. spinul.)*

Beide Farne sind habituell im ausgewachsenen Zustand einander wenig ähnlich, in ihren Jugendstadien stimmen sie fast ganz überein, so daß sie hier zusammen behandelt werden können.

Der Kotyledo von *A. lob.* (Fig. 17) wie von *A. spinul.* (Fig. 18) ist meist zweilappig, symmetrisch und besitzt einen tiefen medianen Einschnitt. Sein Primärnerv ist einfach gegabelt. Schon die beiden Fiedern des Kotyledos endigen in einer kleinen Stachelspitze, wie sie an den fertigen Wedeln beider Farne als charakteristisches Merkmal vorkommen. Symmetrische Kotyledonen mit doppelt dichotom geteiltem Primärnerven beobachtete ich nur einige Male bei *A. lob.* Dagegen sind asymmetrische Keimblättchen bei beiden Arten häufig (vgl. Fig. 17a_2—a_3 und 18a_2). Sie fanden sich durchwegs an kräftigen Prothallien und waren auch wesentlich größer als die eingangs geschilderten zweilappigen Kotyledonen. So besitzt das in Fig. 17a_3 abgebildete Keimblatt bereits 6 Fiedern und weist eine deutliche Nervenanisotomie auf, während das in Fig. 18a_2 wiedergegebene Keimblatt von *A. spinul.* nur in einer Blatthälfte unwesentlich gefördert ist.

Das 1. Primärblatt beider Farne ist im allgemeinen fast übereinstimmend (Fig. 17b_2, Fig. 18*b*). Sie zeigen beide deutlich den Beginn des sympodialen Mittelnerven, der sich aus den geförderten Gabelästen, die zu Podien der nächsten dichotomen Gabelung werden, zusammensetzt. So beteiligen sich bei *A. lob.* bereits am 1. Primärblatt 3 Podien, bei *Asp. spinul.* 2 Podien an seinem Aufbau. Die im Wachstum geminderten, im Rechts-links-Wechsel abgegebenen Gabeläste jeder Dichotomie werden auch hier zu Seitennerven 1. Ordnung, die alsbald ebenfalls sympodiale Struktur annehmen, die auf anisotomer Grundlage

Fig. 17. *Aspidium lobatum.* a_1—a_3 Formen des Kotyledos, *b*—*f* Folgeblätter. Vergr. 2,4×.

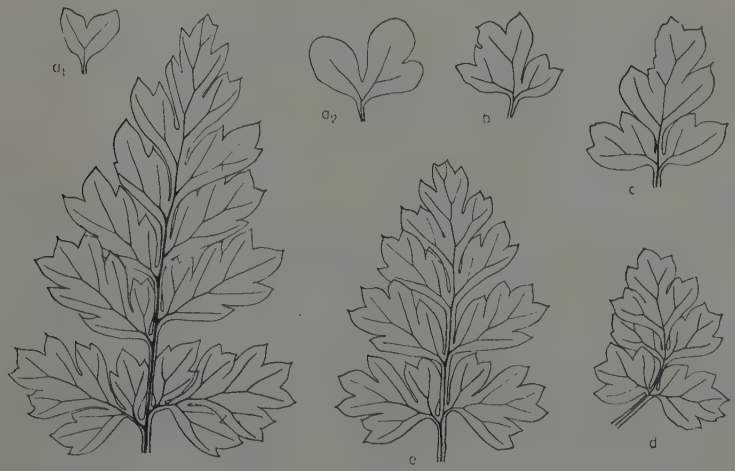


Fig. 18. *Aspidium spinulosum.* a_1—a_3 Formen des Kotyledos; *b*—*f* Folgeblätter. Vergr. 2,4×.

beruht. Sehr deutlich treten, besonders bei *A. lob.*, die Stachelspitzen an den Fiederenden in Erscheinung, was die Bestimmung der Zugehörigkeit des Blättchens zu einem der beiden Farne sehr erleichtert.

Die nächsten Primärblätter *c—e* sind morphologisch fast völlig übereinstimmend gestaltet, doch tritt bei *A. lob.* die Stachelspitze an den Fiederenden viel auffallender hervor. Eine Beschreibung der Blätter erübrigt sich nach den vorangegangenen Erläuterungen, so daß ich auf die Figuren verweise.

Das 6. Primärblatt (*f*) zeigt erstmals einige morphologische Unterschiede zwischen den beiden Farnen. Während bei *A. lob.* die Stachelspitzen immer deutlicher hervortreten, sind sie bei *A. spinul.* viel weniger und schwächer ausgebildet. Auch verläuft bei *A. spinul.* der Blattrand von den Stachelspitzen ab viel gleichmäßiger geschwungen bis zur nächsten Einkerbung des Blattrandes, während er bei *A. lob.* viel mehr ausgebuchtet ist. Das Blatt (*f*) von *A. lob.* ist noch nicht sekundär gefiedert, während das gleiche Blatt (*f*) von *A. spinul.* in seinen unteren Fiedern vollständig abgetrennte Sekundärfiedern aufweist.

3. *Asplenium adiantum nigrum* L.

Dieser Farn, der auf seine Blattfolge hin noch nicht untersucht wurde, kommt in Heidelbergs Umgebung selten vor. Meine Jungpflanzen waren spontan aus Sporen einer Pflanze erwachsen, die ich im Sommer 1936 an einer Stadtmauer in Deidesheim (Rheinpfalz) entnommen hatte. Bis Januar waren die Prothallien geschlechtsreif und im Mai 1937 erschien der Kotyledo. Die jungen Keimpflanzen entwickelten im Laufe des Jahres 1937 nur 7—8 Blättchen, so daß der Entwicklungszyklus mindestens 2—3 Jahre in Anspruch nimmt.

Der Kotyledo (Fig. 19*a*) ähnelt gestaltlich den Kotyledonen von *Aspidium lobatum* und *spinulosum*, hat auch an seinen beiden Fiederenden je eine kleine unscheinbare Stachelspitze. Über der Gabelungsstelle des Primärnerven liegt ein tiefer medianer Einschnitt des Blattrandes. Stiel und Spreite gehen langsam ineinander über. Sehr häufig ist eine Fieder stärker entwickelt als die andere, wodurch das ganze Blatt asymmetrisch wird.

Das 1. Primärblatt stimmt gestaltlich mit dem Kotyledo überein, ist nur wesentlich größer und besitzt an den beiden Fiederenden deutlich wahrnehmbare Stachelspitzen (Fig. 19*b*). Am 2. Primärblatt (Fig. 19*c*) sind entweder beide Äste des Primärgabelnerven oder nur einer von ihnen abermals dichotom gegabelt. Beide Möglichkeiten kommen wohl gleich häufig vor. Je nachdem, ob dann drei oder vier

Nervenendigungen vorliegen, ist das Blättchen drei- oder vierfiederig. Jede Fieder endigt mit einer kleinen Stachelspitze. Das 3. Primärblatt, das in seiner in Fig. 19*d* abgebildeten Gestalt gelegentlich auch schon als 2. Blatt auftreten kann, ist infolge isotomer Nerventeilung (3 Gabelungen mit 8 Nervenenden) symmetrisch. Der mediane Einschnitt liegt demnach genau über der ersten Gabelungsstelle des Primärnerven. Die Zahl der Nervenenden stimmt mit der der Fiedern überein.

Fig. 19. *Asplenium adiantum nigrum*. *a* Kotyledo; *b*—*g* Primärblätter; *h* 1. Folgeblatt. Vergr. *a*—*f* 3,2×; *g*—*h* 2×.

Das 4. Blatt (Fig. 19*e*) ist durch starke Förderung des akroskopen Sekundärgabelastes der linken Spreitenhälfte von Fig. 19*d* ausgezeichnet. Mit der Nervenförderung geht die Flächenförderung einher, die solche Ausmaße annimmt, daß eine Terminal- oder Mittelfieder entsteht. Diese tritt zwar hier noch nicht so deutlich in Erscheinung, beim 5. Blatt erst ist sie ganz deutlich herausgebildet worden. Die rechte geminderte Spreitenhälfte wird insgesamt zur ersten Fieder und der Rest der Spreitenhälfte, aus der die Terminalfieder herausgeschnitten wurde,

wird zur 2. Fieder. Ihre jeweiligen Nervenäste erhalten im Laufe der weiteren Entwicklung eine sympodiale Konstruktion. Aus der Terminalfieder geht aber durch fortwährende Rechts-links-Anisotomie ein aus den Podien der geförderten Gabeläste aufgebauter sympodialer Mittelnerv hervor. Parallel seiner Bildung geht die Aufstellung der weiteren Fiedern einher (vgl. Fig. 19*f*, *g* und *h*!, welche das Gesagte erläutern).

In Fig. 20 habe ich zum Vergleich in *a* das Ende eines ausgewachsenenen Wedels, in *b* eine Fieder aus der Wedelmitte und in *c* die linke Basalfieder dargestellt. In *a* sieht man besonders klar die

Fig. 20. *Asplenium adiantum nigrum*. Nervatur und Fiederung in Spitze (*a*), Wedelmitte (*b*) und Wedelbasis (*c*) eines ausgewachsenen Folgeblattes. Vergr. 2×.

verschiedenen Stadien der Fiederbildung. Man braucht nur von der Spitze zur Basis zu folgen, um die einzelnen Stadien, wie sie die Primärblätter zeigen, aneinandergereiht zu erkennen. Wie Fig. 20*b* und *c* zeigen, ist die Nervatur eine anadrome. Während bei den apikalwärts folgenden Fiedern die rechts und links der Seitennerven 1. Ordnung liegende Spreitenfläche ungefähr gleich groß sein dürfte, ist bei den Basalfiedern die untere Fiederhälfte ganz deutlich größer als die obere. Besonders fällt wegen seiner Größe das erste links abgehende Sekundärfiederchen auf, das selbst einen kräftigen sympodialen Mittelnerven aufweist. Vgl. hierzu auch die Abb. 149 und 150 bei Heidenhain, 1932, S. 261/62!

IV. Gruppe.

Farne mit vierfiederigen Kotyledonen.

1. *Athyrium filix femina* Roth.

Das Auffinden von Prothallien und Keimpflanzen in der Natur und die Aufzucht derselben im Gewächshaus bereitet keine Schwierigkeiten, gehört doch dieser Farn mit zu den häufigsten der deutschen Farne. In jedem Gewächshaus wird man außer dem bekannten *Adiantum* mit großer Wahrscheinlichkeit stets solche *Athyrium*-Keimpflanzen finden, sobald Walderde, die Sporen enthielt, irgendwie zur Verwendung kam. Die Sporenerzeugung eines einzigen Wedels von 50 cm Spreitenlänge ist durchschnittlich 250—300 mg, eine gewaltige Menge, die die allgemeine und weite Verbreitung unseres Farns verständlich macht. So ist es auch zu erklären, daß man Prothallien und Keimpflanzen dieses Farns allerorts und fast zu allen Jahreszeiten finden kann. Die Sporen, welche nach der Ausstreuung (in Heidelberg etwa Ende Juli) nicht gleich zur Keimung kommen, keimen im Laufe des nächsten oder übernächsten Jahres, was ich in einigen Versuchen feststellen konnte. Ich machte im August 1935 mehrere Sporenaussaaten auf Blumentöpfe mit *Pinus*-Keimlingen. Während des ganzen Jahres 1936 und auch 1937 konnte ich immer reichlich Prothallien und Keimpflanzen aller Entwicklungsstadien beobachten, welche nur aus der Sporenaussaat 1935 stammen konnten.

Der Großteil der Sporen dürfte aber unmittelbar nach der Ausstreuung keimen. Bis Herbst sind geschlechtsreife Prothallien entstanden, die überwintern; im Frühjahr erscheinen dann die ersten Blättchen. Im ersten Vegetationsjahr werden ca. 10—12 Blätter entwickelt, im zweiten konnte ich vereinzelte Sori mit wenigen Sporangien an den ca. 20 cm langen Wedeln feststellen: bis zur vollen Sporenproduktion dürften also mehrere Jahre verstreichen.

Der Kotyledo (Fig. 21 a_1, a_2 u. a_3) ist stets gefiedert. Die Zahl der Fiedern schwankt zwischen 2 und 16, je nach dem Ernährungszustand des Prothalliums und des Embryos, wobei auch noch andere Faktoren, vielleicht auch genetische, eine Rolle spielen dürften. Ungefiederte d. h. also etwa löffelförmige oder sonstwie geformte einfache Kotyledonen habe ich nie beobachtet. Die häufigste Form ist der vierfiederige Kotyledo (Fig. 21 a_1) mit einem tiefen medianen und je einem schwächeren seitlichen Einschnitt, wie ihn auch Karpowicz abbildet (1927, Tafel 12, Fig. 1). In jede Fieder mündet ein Gabelnervenast. Haare finden sich, wenn überhaupt, nur am Stiel und vereinzelt auch entlang den Nerven. Zweifiederige Kotyledonen sind relativ selten, häufig dagegen die acht- und sechzehnfiederigen anzutreffen. Diese zeigen völlige Symmetrie der Nervatur, also reine Isotomie (Fig. 21 a_2 u. a_3).

Bei Keimpflanzen mit vierfiederigem Kotyledo wird oftmals als erstes Primärblatt nochmals ein vierfiederiges, aber bedeutend größeres Blatt entwickelt, meist aber ist das 1. Primärblatt so gestaltet, wie es Fig. 21 b zeigt. So erscheint es auch bei Keimpflanzen mit den Kotyledonen a_1 oder a_2. Dieses Blatt ist asymmetrisch infolge der einseitigen

Förderung einer Blatthälfte. In Fig. 21*b* hat sich die linke Blatthälfte stärker entwickelt als die rechte. Solche Beobachtungen kann man zuweilen auch an Kotyledonen machen. Zu der Größenentwicklung kommt dann noch eine vermehrte Zahl dichotomer Gabelungen in der linken, dem medianen Einschnitt benachbarten Fieder, welche dadurch als Endfieder erscheint und auch in die Mediane einrückt. Es liegt also schon anisotome Gabelung vor, die nun zur Bildung eines Sympodialnerven führt. In Fig. 21*c*, beim 2. Primärblatt wird an der Mittelfieder im Rechts-links-Wechsel im Verein mit anisotomer Nervengabelung die Bildung weiterer Fiedern und damit das Folgeblatt bewerkstelligt, wie es in Fig. 21*d* abgebildet ist. Die basalen Fiedern haben schon die

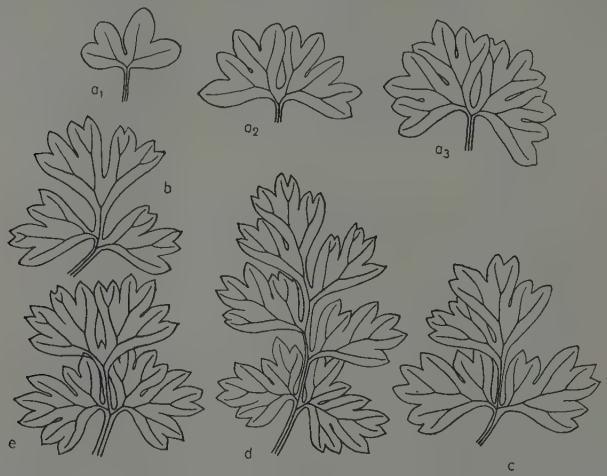


Fig. 21. *Athyrium filix femina*. a_1—a_3 Formen des Kotyledos; *b*—*d* Primärblätter; *e* abnormer Kotyledo. Vergr. 2,4×.

Bildung von Sekundärfiedern eingeleitet, die jeweils von dem Minusgabelast jeder anisotomen Gabelung innerviert werden. Weitere Einzelheiten sind aus der Figur ersichtlich.

Die Nervatur der Primär- und Folgeblätter ist anadrom. Ein erwachsenes, normal großes Folgeblatt besitzt also einen sympodialen Mittelnerven, der die Rhachis durchzieht und von dem Seitennerven 1. Ordnung abgehen, die ebenfalls sympodial gebaut sind. Von diesen zweigen wieder Seitennerven 2. Ordnung ab, die auch Sympodien darstellen. Zur Ausbildung von sympodialen Seitennerven 3. Ordnung und ebensolcher Fiedern kommt es im allgemeinen nicht, da die von dem Seitennerven 2. Ordnung abgehenden Nerven, die auch wieder die Minus-

äste jeder anisotomen Gabelung darstellen, meist nur einfach gegabelt sind. Die Fiedern 2. Ordnung erscheinen auch nicht gefiedert, sondern nur fiederig gebuchtet.

In Fig. 21*e* habe ich eine Abnormität eines 1. Primärblattes abgebildet, der man hie und da begegnen kann. Die Mittelfieder ist fast völlig symmetrisch und isotom gegabelt. An den Folgeblättern kennt man solche Abnormitäten unter dem Namen „forma furcata". Zwischen den beiden Mittelfiedern ist eine Gewebespitze sichtbar, die aber nicht innerviert ist.

2. *Cystopteris fragilis* Bernh.

Die Aufzucht dieses zierlichen Farns aus Sporen macht keine Schwierigkeiten. Prothallien und Keimpflanzen am Standort aufzufinden, mag nicht immer ganz leicht sein.

Cystopteris setzt die Reihe der Farne mit vierfiederigem Kotyledo fort, wie er in Fig. 22*a* abgebildet ist. Leicht kenntlich an den abgerundeten Fiederenden und den schwach braun gefärbten Nerven, ist die junge Keimpflanze von denjenigen anderer Farne leicht zu unterscheiden. Der vierfiederige Kotyledo, wie er in Fig. 22*a* dargestellt ist, besaß eine wirkliche Länge von 2,5 mm vom Stielbeginn bis zur gedachten Verbindungslinie zwischen den Enden der beiden medianen Fiedern. An einigen Keimpflanzen, die ich an einem Standort bei Schwarzburg (Thüringen) fand, war jedoch der Kotyledo wesentlich größer und reicher gegliedert. So weist der in Fig. 22*b* dargestellte Kotyledo zehn Nervenendigungen und ausnahmsweise nur neun Fiedern auf. Vier Nervenendigungen entfallen auf die rechte, die übrigen auf die linke Blattspreitenhälfte. Dadurch wird das Blättchen asymmetrisch. Häufig kann man aber diese hochentwickelte Kotyledonenform erst als 1. Primärblatt finden, wo sie wegen ihrer Asymmetrie den Übergang zum Primärblatt mit Terminalfieder vermittelt. An den meisten Keimpflanzen war aber das 1. Primärblatt wie in Fig. 22*c* gestaltet: symmetrisch, mit acht Nervenendigungen, vier deutlich abgegrenzten Fiedern, wobei jede dieser vier Fiedern apikal eine seichte Einbuchtung als Andeutung der weiteren Fiederung besaß. Das Blatt erscheint wegen des tiefen medianen Einschnittes zweiteilig. Schalten wir nun das vorhin als Kotyledo geschilderte Blatt Fig. 22*b* ein, so verstehen wir ohne weiteres das 2. Primärblatt, wie es in Fig. 22*d* dargestellt ist. Durch Wachstumsförderung der akroskopen Seite der linken Spreitenhälfte bildete sich ein Terminallappen heraus, der schon in die Mediane eingerückt ist. An ihm entstehen nun in bekannter Weise die weiteren Fiedern, während die rechte Spreitenhälfte des 1. Primärblattes und der Rest der linken zu den ersten

Fiedern überhaupt bestimmt sind. Die weitere Entwicklung entspricht dem bisherigen Modus; sie ist aus den Figuren 22*e*, *f* u. *g* zu entnehmen. In Fig. 22*h* ist zum Vergleich noch eine basale Fieder dargestellt. Die Zwischenstadien von *g* bis *h* lassen sich leicht in Gedanken rekonstruieren

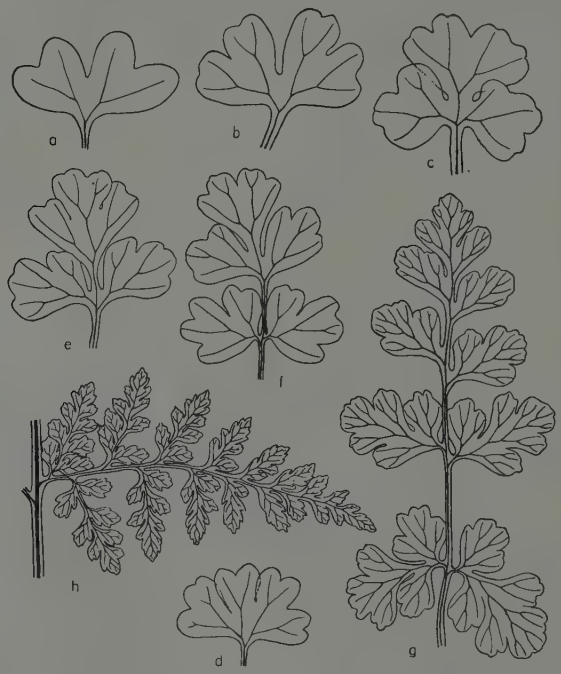


Fig. 22. *Cystopteris fragilis*. *a* Kotyledo; *b*—*f* Primärblätter; *g* 1. Folgeblatt; *h* rechte untere Fieder. Vergr. *a*—*c* 10×; *e*—*g* 2×; *h* 1,2×.

und können deshalb weggelassen werden. — Weitere Einzelheiten der Nervationsverhältnisse am erwachsenen Wedel können aus Heidenhain (1932, S. 271ff) entnommen werden.

3. *Aspidium dryopteris* Baumg. (*Phegopteris dryopteris* Fee).

Zur Untersuchung stand mir Material aus Gewächshauskulturen und vom natürlichen Standort zur Verfügung. Angaben im Schrifttum fand ich über diesen einheimischen Farn keine.

Der Kotyledo weist die mannigfachsten Formen auf. Vier von ihnen sind in Fig. 23 *I a*—*d* abgebildet. In Fig. 23 *I a* besitzt er zwei lange Fiedern, in die je ein Nervenast des einfach gegabelten Primär-

nerven mündet. Der rechte Ast hat sich nochmals gegabelt und die zugehörige Fieder zeigt eine schwache Einbuchtung über der Gabelungsstelle des Nervenastes als Andeutung weiterer Fiederung. In Fig. 23 *I b* ist eine Fieder nach der ersten Gabelung des Primärnerven verkümmert, während die andere sich mächtig entwickelte. In Fig. 23 *I c* liegt ein symmetrisches Keimblatt vor, wie es für die hier zu behandelnde 4. Gruppe von Farnen typisch ist. Ausnahmsweise kann man in seltenen Fällen eine abermalige Wiederholung der Fiederspaltung beobachten, die zu acht- und mehrlappigen Kotyledonen führt; ein solcher ist in Fig. 23 *I d*

Fig. 23 *I*. *Aspidium dryopteris*. *a—d* Kotyledonenformen; *e—h* Primärblätter. Vergr. 2,4×.

wiedergegeben. Solche Gestalten treten meist erst als 1. Primärblätter auf, sind dann aber fast immer schwach asymmetrisch. Fig. 23 *I e* u. *f* veranschaulicht solche Fälle. Durch Förderung einer Blatthälfte wird das Blättchen asymmetrisch. Aus der akroskopen Hälfte der geförderten Blattfläche bildet sich nun alsbald durch rascheres Flächenwachstum eine Mittelfieder heraus, an der die weiteren Fiedern in bekannter Weise entstehen. Fig. 23 *I g* u. *h* geben solche Primärblätter mit Terminalfieder wieder, und in Fig. 23 *II a—c* ist die kontinuierliche Entwicklung zu den weiteren Primärblättern, die allmählich zu den Folgeblättern überleiten, dargestellt. Fig. 23 *II d* zeigt eine linke untere Fieder des ausgewachsenen Wedels bei 1,6facher Vergrößerung; die sympodiale Natur des Haupt-

nerven und der Seitennerven 2. Ordnung sowie die Anadromie der Nervenabzweigungen und die einseitige Förderung der basiskopen Primärfiederblatthälfte dürfte ohne weitere Erläuterung aus der Figur ersichtlich sein. — Was alle Blätter, von den Primärblättern bis zu den ausgewachsenen

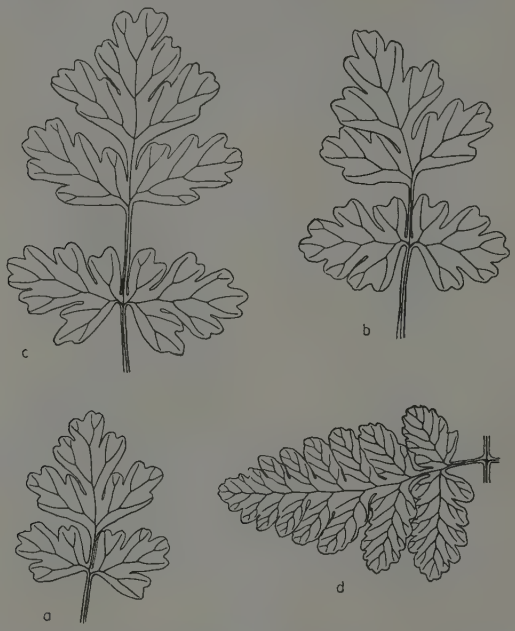


Fig. 23 *II*. *Aspidium dryopteris*, weitere Primärblätter *a*—*c*; Folgeblatt *c*; *d* linke untere Fieder eines ausgewachsenen Wedels. Vergr. *a*—*c* 2,4×; *d* 1,6×.

Folgeblättern, gemeinsam haben, ist der lange und dünne Stiel, der selbst schon an den jüngsten Stadien deutlich von der Spreite abgesetzt ist[1]).

1) Anmerkung bei der Korrektur: Seit Abschluß der vorliegenden Arbeit sind in einer Prothallienkultur von *Aspidium Robertianum* (Fundort: alte Mauer am Karlstor in Heidelberg) bis heute insgesamt 72 Keimpflanzen erwachsen, die durchschnittlich 3 Blättchen aufweisen; der Kotyledo ist bei 27 Pflänzchen symmetrisch-vierfiederig (2:2). Bei den übrigen 45 Keimpflanzen verteilten sich die Fiedern auf die linke und rechte Blatthälfte folgendermaßen: 1 : 1 = 2 mal; 2 : 1 = 8 mal; 3 : 2 = 17 mal; 2 : 4 = 11 mal; 3 : 4 = 3 mal; 4 : 4 = 2 mal und 4 : 5 = 2 mal. Das Vorherrschen der vier- und fünffiederigen Kotyledonen bedingt also auch die Stellung dieses Farns neben *Aspidium dryopteris* in der IV. Gruppe. Über die Blattfolge werde ich a. a. O. Mitteilung machen.

4. *Aspidium phegopteris* Baumg. (*Phegopteris polypodioides* Fee).

Die Blattfolge an natürlichem Standortsmaterial zu studieren, war mir wegen des seltenen Vorkommens dieses Farns in der Heidelberger Umgebung nicht möglich. An einem mir bekannten Standort bei Kaiserslautern (Jagdhausweiher) fand ich zu keiner Jahreszeit Prothallien oder Keimpflanzen dieses Farns. Ich war also ausschließlich auf Sporenaussaaten angewiesen, die ich im August 1937 vornahm. Die ersten Keimpflanzen beobachtete ich im Januar 1938.

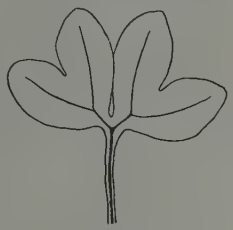


Fig. 24. *Aspidium phegopteris*, Kotyledo. Vergr. 4×.

Karpowicz schreibt (1928, S. 10): „Von diesen Gruppen unterscheidet sich *Pheg. polypodioides* bedeutend. Die erste Blattspreite ist in drei Lappen gegliedert und mit Härchen von drei Typen versehen." Diese Beobachtung war sicherlich ein Zufallsergebnis, da in meinen Kulturen der Kotyledo, wenigstens bis heute, stets vierfiederig war (Fig. 24). Er besaß also einen tiefen medianen und zwei weniger tiefe seitliche Einschnitte. Blattrand und Stiel waren nur mit einzelligen Haaren zerstreut besetzt. Die Kotyledonen ähnelten demnach stark denen von *Athyrium filix femina*.

Die weitere Entwicklungsfolge der Primärblätter kann ich leider in dieser Arbeit nicht mehr schildern, da meine Keimpflanzen außer dem Kotyledo noch keine weiteren Blättchen gebildet haben[1]). Aller Wahrscheinlichkeit nach wird aber die Blattfolge derjenigen von *Aspidium filix mas* oder *Athyrium filix femina* ähnlich sein. Haben die drei genannten Farne doch habituell sehr viel Gemeinsames und Ähnliches!

5. *Pteridium aquilinum* Kuhn.

Über diesen stattlichsten aller einheimischen Farne liegen Beobachtungen und Mitteilungen von Lagerberg (1906) und Bower (1917) vor. Lagerberg schildert in Text und Bild die ersten Blätter des jungen Sporophyten. So S. 22: „Das erste Blatt des jungen Sporophyten ist nierenförmig und gewöhnlich über dem Insertionspunkte des Stieles tief eingekerbt. Es wird somit keine Hauptnerve in der Spreite ausgebildet; keiner von den ersten Gabelästen der Stielnerven richtet sich als eine Fortsetzung des Hauptstammes ein, und die beiden Lappen, von denen im entgegengesetzten Falle der eine als der erste seitliche aufzufassen wäre, sind jetzt gleich geltend. Die dichotomische Verzweigung der Nerven ist in späteren Blattspreiten besonders offenbar. Schon am zweiten Blatte entsteht bisweilen eine schiefe Fiederteilung, und eine Hauptnerve von sympodialer Natur wird ausgeschieden. Diese Blattform wird indessen oft nur wenig durchgeführt, obgleich die Nervatur schon in einer solchen Richtung sich ausgebildet hat; das Randwachstum wird nämlich aus inneren Gründen eingebüßt. Die ersten Blätter sind nicht eingerollt. . . . Die Stellung des ersten Fiederblattes zur Mittelrippe wird häufiger links sein (Hofmeister)", während Lagerberg das erste Fiederblatt immer rechts fand. „Die ersten Fieder-

1) Anmerkung bei der Korrektur: Seit Abschluß dieser Arbeit lieferten meine Prothallienkulturen eine große Zahl von Keimpflanzen, unter denen ich in ganz vereinzelten Fällen dreifiederige Kotyledonen, normalerweise aber vier- bis neun- und mehrfiederige Kotyledonen beobachtet habe. Die Blattfolge ähnelt also sehr weitgehend derjenigen von *Athyrium filix femina*. Ausführlichere Beschreibung werde ich a. a. O. geben.

blätter 2. Ordnung entstehen immer so, daß sie der Hauptachse zugekehrt sind, und so geht es abwechselnd weiter: sie entwickeln sich somit antidrom. . . . In der Natur ist es mir noch nicht gelungen, Gamophyten oder Keimpflanzen zu finden." Die Abbildungen Lagerbergs sind klein und geben keinen Einblick in die Nervationsverhältnisse.

Bower (1917, S. 692 u. Fig. 26) schreibt über die Blättchen folgendes: „The cotyledons are sometimes very equally dichotomous in their branching" (vgl. auch meine Fig. 25a_1); „in others slight inequalities appear, with shortening of the distance between the first and second dichotomies on the stronger shank. This is more pronounced in cases where the inequality of the lobes is greater, giving the usual apparence of a ternate leaf."

Vergleicht man die Ergebnisse beider Autoren miteinander, so kann man eine Übereinstimmung in den wesentlichen Punkten feststellen. Wie ich a. a. O. (Orth, 1937, S. 421 u. 425) schon ausgeführt habe, ist es mir bis heute nicht gelungen, Prothallien oder Keimpflanzen des Adlerfarns am Standort zu finden, so daß ich ausschließlich auf Gewächshauskeimpflanzen (Aussaat Januar 1937, Kotyledo Ende April 1937) angewiesen war. Die Blattfolge an solchen Gewächshauskeimpflanzen ist in Fig. 25 dargestellt.

Der Kotyledo war in den meisten Fällen symmetrisch-zweifiederig; die beiden, von einem tief hinabreichenden medianen Einschnitt getrennten Fiedern zeigen selbst noch kleinere Einbuchtungen als Anzeichen weiterer Fiederbildung und werden von einem meist zweimal gegabelten Ast des Primärnerven innerviert (Fig. 25*a*). Kotyledonen, wie sie Bower (1917) abbildet (vgl. Fig. 25a_1), fand ich unter meinen verschiedenen Kulturen nur zweimal. An ihnen kann die Nervendichotomie in schönster Weise gezeigt werden. Das 1. Primärblatt ist stets asymmetrisch, weil eine (meist die rechte) Hälfte des Kotyledos gefördert ist (Fig. 25*b*). Bald hebt sich die der Mediane zugekehrte Seite der rechten Blatthälfte durch stärkeres Flächenwachstum heraus und wird zu einer Terminalfieder. Beim 2. Primärblatt steht diese Terminalfieder schon median und erscheint damit als Mittelfieder, an der nun in bekannter Weise die weiteren Fiedern angelegt werden. Auch hat das 2. Primärblatt meist zwei deutliche Fiedern, von denen die eine die geminderte Hälfte des Kotyledos und die andere den Rest der geförderten Blatthälfte des Kotyledos darstellt (Fig. 25*c*). Das 3. (Fig. 25*d*) und das 4. (Fig. 25*e*) Primärblatt sind beide in ihrem Aufbau ohne weiteres zu verstehen. Die Primärfiedern beginnen nämlich nun die Sekundärfiedern in gleicher Weise zu bilden, wie dies für das 1. Primärblatt oben geschildert wurde. Die sympodiale Beschaffenheit sowohl des Hauptnerven als auch der Primärfiedernerven geht aus der Figur hervor. In diesen Entwicklungsstadien sind die Blättchen als zu *Pteridium* gehörig leicht zu erkennen, da kein einheimischer Farn kongruente morphologische Verhältnisse aufweist. Ist einmal das 4. Primärblatt

ausgebildet, dann ist die Keimpflanze schon so erstarkt, daß sie in rascherer Folge die nächsten Blätter ausbilden kann. So ist das 5. Primärblatt wesentlich kräftiger und auch reicher gefiedert als das vorhergegangene (Fig. 25*f*) und das auf dieses folgende Blatt kann schon als erstes Folgeblatt bezeichnet werden. Es zeigt zwar noch nicht deutlich jenes typische Aussehen eines erwachsenen Wedels. Bei diesem sind die Fiedern 1. Ordnung zu Paaren angeordnet. Bei genauer Betrachtung findet man aber, daß diese Paarung keine echte, sondern eine scheinbare ist, die dadurch zustande kommt, daß zwischen je zwei

Fig. 25. *Pteridium aquilinum.* *a* u. a_1 Kotyledonen; *b*—*g* Primärblätter. Vergr. *a*—*e* 2,4×; *f*—*g* 1,2×.

Primärfiedern die Sympodialachse sehr kurz bleibt, während sie bis zum nächsten Fiederpaar ein langes „Internodium" bildet. Diese Einschaltung eines langen Podiums geht ganz allmählich von den Jugendblättern ab vor sich, bis es schließlich beim oft meterhohen *Pteridium*-Wedel maximale Masse annimmt. Ein Sympodium ist der *Pteridium*-Wedel also ganz bestimmt (im Gegensatz zu Kaufholz, 1888).

Betrachtet man ferner einen erwachsenen *Pteridium*-Wedel von der Seite, so erkennt man, daß die Primärfiedern ihre Blattfläche wohl paarweise einander parallel einstellen, daß diese aber untereinander nicht eine einheitliche Wedelfläche herstellen, sondern jedes Fiederpaar

um einen vom Lichteinfall abhängigen Winkel seine Blattspreite der Rhachis gegenüber dreht; so kommt jene typische Fiederpaarstellung zustande, die man wohl mit dem Namen Treppenstufenstellung belegt. Diese für das Folgeblatt charakteristische Fiederpaarstellung besitzen die jungen Primärblätter noch nicht. Ihre Fiedern bilden in ihrer Gesamtheit eine einheitliche, der Rhachis parallel laufende Fläche, wie dies alle übrigen Farne auch bei den Folgeblättern aufweisen.

Zur Ausbildung von Fiedern 3. Ordnung (Tertiärfiedern) kommt es bei *Pteridium* nicht. Wohl kann man Fiedern 2. Ordnung finden, die, wie es Fig. 26*a* und *b* zeigt, einen mehr oder weniger stark gebuchteten Rand haben. Die Einbuchtungen reichen aber nicht bis zur Rhachis der Sekundärfiedern.

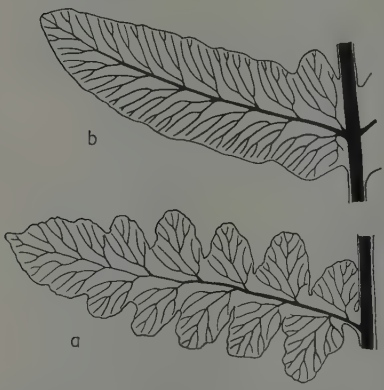


Fig. 26. *Pteridium aquilinum*. Sekundärfieder mit (*a*) und ohne (*b*) Tertiärfiederung. Vergr. 2,5 ×.

Heidenhain (1932, S. 278 ff.) findet die Beantwortung der Frage schwierig, ob es sich beim Aufbau der Adlerfarnnervatur um Kata- oder Anadromie handelt. Wie aus Fig. 25 hervorgeht, ist die Art der Nervenabzweigung vom ersten Primärblatt ab stets anadrom. Heidenhain (Abb. 163) bildet eine Primärfieder ab, deren Nervatur im basalen Fiederteil (rechtes und linkes unteres Fiederpaar) nur anadrom, im oberen dagegen nur katadrom gebaut ist. Mögen bei den ausgewachsenen Folgeblättern unseres Farns solche Verschiedenheiten und Unregelmäßigkeiten vorkommen, die Primär- und jungen Folgeblätter zeigten in meinen Präparaten nur Anadromie[1]).

D. Schlußbetrachtung.

Es erheben sich nun folgende Fragen: In welcher Hinsicht sind die gewonnenen Ergebnisse von Bedeutung? Wie sehen die Kotyledonen und Primärblätter bei den übrigen Polypodiaceen sowie bei den anderen Familien der leptosporangiaten Farne aus? Lassen sich auf

1) Anmerkung bei der Korrektur: Auch die Kotyledonen von *Struthiopteris germanica* sind, wie ich inzwischen an einer Kultur feststellen konnte, vier- bis mehrfiederig.

Grund der morphologischen Tatsachen etwa auch stammesgeschichtliche Spekulationen vertreten, und können die Gestaltungsverhältnisse der Primärblätter in systematischer Hinsicht von Wert und Bedeutung sein?

Die besprochenen Farne zeigen hinsichtlich der Gestaltung ihrer Kotyledonen und Primärblätter nicht die einheitliche Linie, wie sie vielfach angenommen wurde. Die vier unterschiedenen Formen von Kotyledonen lassen sich zwar typologisch ineinander überführen, zumal zwischen ihnen gelegentlich gestaltliche Übergänge vorkommen, aber dennoch treten sie für eine bestimmte Farngruppe charakteristisch und innerhalb einer gewissen Variationsbreite konstant auf. Zwischen dem spatel- bis löffelförmigen Kotyledo und dem vier- und mehrfiederigen Kotyledo vermittelt die Nieren- und Zweifiederform. Auch die Nervatur zeigt diese morphologischen Übergangsstufen.

Die Kotyledonen bei den übrigen Polypodiaceen sind, wie eingangs schon bemerkt wurde, nur aus einzelnen Beobachtungen bekannt und sehr lückenhaft beschrieben worden. Ich selbst hatte Gelegenheit, andere nichtdeutsche Farne dieser Familie aus Prothallien heranzuziehen, worüber später einmal berichtet werden wird. Hier mag der Hinweis genügen, daß die gleichen Grundformen, wie sie für die einheimischen Polypodiaceen geschildert wurden, dort auch wiederzufinden sind.

Wie sehen die Kotyledonen von Farnen anderer Familien aus? Eine Antwort darauf kann heute nur mit Vorbehalt und nur nach den wenigen Untersuchungen, die darüber vorliegen, gegeben werden. Sie lautet folgendermaßen:

Spatelförmige Kotyledonen mit ungeteiltem Primärnerv kommen bei den Parkeriaceen (*Ceratopteris thalictroides*, Kny, 1875) und Hymenophyllaceen (Goebel, 1930, S. 1089, *Trichomanes rigidum*) vor.

Zweifiederige Kotyledonen beschreibt Bower (1917, S. 673) für die Schizaeacee *Aneimia adiantifolia*.

Vier- und mehrfiederige Kotyledonen kommen nach Bower (1917, S. 693) bei der Cyatheacee *Cyathea insignis* vor. Ich selbst konnte weiter solche bei *Gymnogramme chrysophylla* und *argentea* beobachten. Sie scheinen also auch bei vielen Familien verbreitet zu sein.

Vermutlich wird es so sein, daß alle möglichen Kotyledonenformen in ein und derselben Familie vorkommen, da auch alle Blattformen, von der ungegliederten Spreite bis zum feinsten Fiederblatt innerhalb eines Formenkreises bekannt sind. Als Beispiel möchte ich nur die *Polypodiaceen* selbst sowie die *Hymenophyllaceen*, vornehmlich die Gattung *Trichomanes* erwähnen.

Aus meinen Untersuchungen hat sich weiter ergeben, daß Farne mit einfachen, ungegliederten Kotyledonen und Primärblättern auch einfach gestaltete Folgeblätter, Farne mit reicher gegliederten Kotyledonen entsprechend reicher gegliederte Folgeblätter besitzen. Es entspricht also wohl nicht den Tatsachen, wenn Goebel (1928, S. 488) schreibt: „Die Primärblätter aber sind selbst bei Farnen, deren Folgeblätter sehr voneinander abweichen, übereinstimmend". Goebel möchte diese Auffassung am Beispiel von *Asplenium ruta muraria* und *Scolopendrium* belegen, bei denen in der Tat Ähnlichkeiten vorliegen (vgl. hierzu meine Fig. $2d_2$ und $8e$). Vergleicht man aber z. B. die Primärblätter von *Pteridium aquilinum* und *Scolopendrium* oder *Polypodium*, so kann man wirklich keine gestaltlichen Übereinstimmungen oder Ähnlichkeiten mehr feststellen, so daß mit diesem Beispiel allein schon (ohne die vielen anderen) Goebels Auffassung entkräftet wird.

Sind nun tatsächlich die Primärblätter als Hemmungsbildungen im Sinne Goebels (S. 6) aufzufassen, oder stellen sie jene von den Phylo- und Biogenetikern im Biogenetischen Grund„gesetz" verankerte Wiederholung der Phylogenese im Laufe ihrer ontogenetischen Entwicklung dar? Kann uns demnach die Primärblattfolge Aufschluß geben über einige Fragen der Phylogenetiker?

Sicherlich kann man der Auffassung Goebels beipflichten, daß die Primärblätter vom morphologischen Gesichtspunkt aus in der ontogenetischen Entwicklung stehengebliebene Blattorgane sind. Welches die Ursachen dieser Entwicklungshemmung sind, vermögen wir nicht zu sagen. Jedenfalls kann Nährstoffmangel nicht als Hauptgrund dafür angesehen werden (vgl. S. 4/5), wenn auch nicht geleugnet werden kann, daß er einen gewissen Einfluß auf die Gestaltung der Primärblätter hat.

Ist die Frage nach der Natur der Primärblätter vorerst nicht zu entscheiden, so erhebt sich als nächste Frage die, ob die Spatelform des Kotyledos vielleicht jene Urform darstellt, auf die die Phylogenetiker so großen Wert zu legen pflegen. Auch diese Frage muß in absehbarer Zeit noch offen bleiben, da vergleichend-morphologische Studien und deren Ergebnisse nicht ohne weiteres phylogenetisch umgedeutet werden dürfen. Am Anfang einer morphologischen Reihe steht aber die Spatelform unbedingt; denn es kann nicht angenommen werden, daß sie das Ergebnis einer Reduktion sei. Dafür kann wohl keine hinreichende Begründung gegeben werden, so daß wir es mit der Ausgangsform einer aufsteigenden morphologischen Reihe zu tun haben. In einer solchen Reihe ordnen wir gestaltlich und organisatorisch Verwandtes,

um zu einem besseren Verständnis der Form und damit zum Typus zu gelangen. Eine wirkliche Verwandtschaft muß damit gar nicht vorliegen. Die Reihe gestattet aber kompliziert gebaute Formen von einfacheren abzuleiten und sie damit zu verstehen.

Wie schon betont wurde, kommen die verschiedensten Blattgestalten innerhalb mehrerer in sich einheitlicher Formengruppen vor, ohne daß also eine bestimmte Form für einen bestimmten Verwandtschaftsgrad sprechen würde. Wenn ferner heute einfache Blattformen neben komplizierten vorkommen, so besagt das nicht, daß sie miteinander verwandt sind, weil wir uns eben die ganze Phylogenese nicht in einer einzigen Entwicklungsrichtung vorstellen dürfen, sondern ausgehend von einer Urform nach verschiedenen und vielen Entwicklungsrichtungen entstanden uns denken müssen. Es können also gleiche Blattgestalten auf verschiedenen phylogenetischen Wegen unabhängig voneinander entstanden sein, die dann in einer morphologischen Reihe nebeneinander stehen, nur weil sie eben gestaltliche Konvergenzen darstellen. Es mag dann auch vorgekommen sein, daß in einem gewissen Phylum eine Entwicklungshemmung Platz griff und diese Reihe wesentlich früher einen Endzustand erreichte als eine benachbarte, in der vielleicht eine unerschöpfliche Gestaltungskraft immer neue Formen entstehen ließ, sodaß darin einfachste neben höchstdifferenzierten Blattformen angetroffen werden.

Gibt vielleicht die Nervatur einen Einblick in uns noch verschlossenes Neuland? Vergleicht man z. B. ein Primärblatt von *Asplenium ruta muraria* im Stadium der Abtrennung einer ersten Fieder durch einen tiefen medianen Einschnitt (Fig. 8*h*), so wird man diese gleiche Blattform und auch ihre Nervatur im Blatte von *Ginkgo* wiederfinden. Das gleiche gilt für *Asplenium septentrionale* (Fig. 10i_1 u. *h*) und die Primärblätter von *Osmunda* (Fig. 14*c—d*), die meist keinen medianen Einschnitt haben und darin den Blättern von jungen *Ginkgo*-Pflanzen gestaltlich nahestehen.

Daß *Ginkgo* eine erdgeschichtlich alte Form darstellt, ist bekannt und paläontologisch belegt. Außerdem ist bekannt, daß die Gabeladerung die phylogenetisch älteste Form der Nervatur darstellt, während die Fiederaderung, zu der die besprochene sympodiale Dichotomie gehört, jüngeren Datums ist (mittl. Karbon bis Rotliegendes) und die Netznervatur erst vom oberen Karbon ab auftritt. Die fiederige Nervatur sowohl wie die Netzaderung leiten sich, wie die Entwicklungsgeschichte gezeigt hat, von der gabeligen ab. (Vgl. hierzu auch Goebel, 1922.)

Bei den Primärblättern unserer einheimischen Farne und auch anderer Farne, soweit sie bis heute untersucht sind, finden wir alle drei Nervationstypen vor. Soweit sich bis jetzt feststellen läßt, ist die Gabel-

nervatur bei allen Kotyledonen und Primärblättern als einzige Nervationsform aufgetreten; von ihr ausgehend gelangen wir im Laufe der ontogenetischen Entwicklung über die Anisotomie zur sympodialen Dichotomie und damit zur Fiederaderung. Sie geht bei einigen Farnen (*Ceterach* [Orth] und *Polypodium*-Arten [Goebel, 1922]) durch Verschmelzung der Nervenendigungen in eine Netz- und Maschennervatur über. In diesem Fall stimmt also die Ontogenese mit der Phylogenese überein, was als Stütze für phylogenetische Fragen dieser Art dienen kann.

Auffallend ist es ferner, daß so einfache Blattformen, wie sie beispielsweise unter den Hymenophyllaceen vorkommen, bei anderen Farnen nur im Jugendstadium auftreten. Goebel (1930, S. 1187) hat schon betont, daß „Blattformen, welche bei dem einen Farn nur als Jugendblätter auftreten, bei andern die Folgeform darstellen". Man könnte sich denken, daß das Auftreten solch einfacher Kotyledonen und Primärblätter, wie ich sie bei der I. Gruppe von Farnen geschildert habe, eine Wiederholung einstiger Gestaltungsverhältnisse darstellt. Diese Annahme wird bestärkt durch die Tatsache, daß die Hymenophyllaceen auch in anderer Hinsicht recht ursprüngliche und primitive Vertreter der Farne darstellen. So konnte ich (Orth, 1936) nachweisen, daß die Prothallien der Hymenophyllaceen, vor allem der Gattung *Trichomanes*, als morphologische und phylogenetische Ausgangsformen anzusehen sind. Weitere Beispiele würden diese Annahme noch mehr erhärten. Es dürfte somit als gesichert gelten, daß die Blattfolge an den Keimpflanzen der Farne eine kurze Wiederholung der Phylogenese darstellt. Mindestens erscheint mir diese Schlußfolgerung als eine brauchbare Arbeitshypothese. Hier liegt wieder einmal der Fall vor, daß die Ergebnisse der vergleichenden Morphologie als phylogenetische Stützen fungieren dürfen.

Für die Systematik der Farne ist bis in die jüngste Zeit hinein der junge Sporophyt ebensowenig berücksichtigt worden wie der Gametophyt, der ausgezeichnete systematische Merkmale abgibt (vgl. Orth, 1936). Es frägt sich nun, ob hierzu schon ein Versuch gemacht wurde oder ob die mangelnde Kenntnis derselben daran die Schuld tragen. Es scheint mir wahrscheinlich zu sein, daß letzteres der Fall ist. So wäre hier nur ganz kurz zu besprechen, ob eine systematische Verwertung des jungen Sporophyten möglich erscheint. Die Beantwortung ist heute noch sehr schwierig, da wir noch zu wenig von den Keimpflanzen anderer Farnfamilien wissen. Nach meinem Dafürhalten aber scheint jene Möglichkeit zu bestehen, je nach der Form und dem Bau des Kotyledos und der ersten Primärblätter einzelne Gruppen aus der Familie der *Polypodiaceen* so zu trennen, daß die einfachsten Formen,

die mit einfachen Primär- und Folgeblättern versehen sind, am Anfang stehen und die anderen in der Reihenfolge ihrer höheren Organisation folgen. Bevor jedoch nähere Ausführungen darüber gegeben werden, müssen erst eingehende Untersuchungen vorliegen, zu denen hiermit angeregt wird.

Zum Schluß sei noch eine Übersicht gegeben über die Gruppierung der einzelnen unterschiedenen Kotyledonenformen um einen Typus. Wenn wir uns den Typus so vorstellen, wie man es früher tat, dann ist er eine starre Urform, auf die alle anderen Formen hinführen. Er stand im Mittelpunkt eines Formenkreises nach der Anschauung der älteren Morphologen bis auf Darwin (vgl. Troll, 1928, S. 34). Troll vertritt demgegenüber folgenden Standpunkt (1928, S. 35ff.), indem er sagt: „der nach Art eines Punktes inmitten seines Formenkreises gedachte und in seine Manifestationen ausstrahlende Typus der älteren Morphologie muß eine „Translation" erfahren und wird zur Linie mit bestimmter Richtung, welche den Entwicklungsgang angibt und etwa der Abstammungslinie der Deszendenztheorie entspricht; ..... an die Stelle des Formenkreises tritt die bestimmt gerichtete morphologische Reihe; die manifesten Einzelformen liegen aber nicht auf dieser den Typus symbolisierenden Linie, sondern nach Art einer Streuung neben ihr, die Richtung der Formbildung, die selbst ideeller Natur ist, nur begleitend".

Unter Anlehnung an diesen Gedankengang ergibt sich aus den mitgeteilten Ergebnissen folgende morphologische Reihe der Primärblätter unserer einheimischen Farne.

Der Typus wird gebildet von den löffelförmigen Kotyledonen, wie sie bei den gestaltlich einfachsten Formen vorkommen. Auf ihn lassen sich alle anderen Kotyledonenformen zurückführen. So steht in unmittelbarer Nähe des Typus der breitlöffelförmige gabelnervige Kotyledo, der zur Ausgangsform für eine neue Seitenreihe wird. Ferner steht unmittelbar daneben der nierenförmige Kotyledo, der ebenfalls eine bestimmte Entwicklungsrichtung anzeigt. Etwas weiter entfernt stehen dann die Formen, die einen zweifiederigen Kotyledo haben und solche mit einem vier- und mehrfiederigen Keimblatt.

Aus dieser Reihe geht hervor, daß die höherentwickelten Farne Primärblätter haben, wie sie bei den einfach-primitiven Farnen als Kotyledonen vorkommen. Man könnte sich denken, daß diese höherstehenden Formen früher einmal ebensolche einfachen Kotyledonen wie die Ausgangsformen der Reihe besessen haben. Unter Verlust dieses einfachen Kotyledos trat das bei den primitiven Formen erst als 1. Primärblatt zweifiederig auftretende Blättchen an die Stelle des Kotyledos, weshalb

die genannten Farne heute alle einen relativ hochdifferenzierten zweifiederigen Kotyledo haben. Wie wir gesehen haben, kommt gelegentlich bei diesen höheren Formen auch einmal ein einfach gestalteter Kotyledo als Ausnahme vor. Ebenso müssen wir uns die Entwicklung der Farne mit mehrfiederigen Kotyledonen, wie sie in der IV. Gruppe zusammengefaßt sind, so vorstellen, daß bei ihnen ursprünglich auch einmal einfacher gestaltete Kotyledonen vorkamen, die aber im Zuge der Höherentwicklung allmählich verlorengingen und durch die damaligen Primärblattformen ersetzt wurden. Mit anderen Worten: Fiel der Kotyledo aus, so trat an seine Stelle das in der Ontogenese nächstfolgende Blatt. Fiel dieses wieder aus, so wurde es ersetzt durch das frühere 2. Primärblatt usw. Diese Behauptung wird dadurch gestützt, daß bei Farnen mit einfachen Kotyledonen das höchstentwickelte Primärblatt so aussieht wie bei den höherstehenden Farnen der Kotyledo. Beispiele lieferte z. B. das 3.—4. Primärblatt von *Asplenium trichomanes* und der Kotyledo von *Athyrium filix femina*; das Folgeblatt von *Adiantum reniforme* und das 5.—6. Primärblatt von *Asplenium ruta muraria*. Weitere Beispiele können aus dem Hauptteil dieser Arbeit entnommen werden.

Kurze Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die Blattfolge an den Keimpflanzen von 17 einheimischen Polypodiaceen wird untersucht und festgestellt, daß mehrere Gruppen nach Form und Nervatur des Kotyledos unterschieden werden können. Die Primärblätter werden einzeln beschrieben.
2. Die Nervatur der Primärblätter und teilweise auch der Kotyledonen ist gabelig. Zunächst herrscht Isotomie vor, die dann durch einseitige Förderung eines Gabelastes in Anisotomie übergeht. Aus letzterer entsteht dann die sympodiale Dichotomie, welche die Hauptnerven sowohl wie die Seitennerven aller Ordnungen zur Grundlage haben.
3. Die Wedel der Farne sind sowohl in ihrer Fiederung wie in der Nervatur sympodial gebaut.
4. In einer Schlußbetrachtung werden obige Ergebnisse in ihrer morphologischen, phylogenetischen und systematischen Bedeutung diskutiert. Es wird angenommen, daß die mitgeteilte morphologische Reihe auch in phylogenetischer Hinsicht verwertbar ist, da entsprechende Entwicklungsreihen aus der paläobotanischen Forschung bekannt sind. So besitzen die Kotyledonen zum Teil und die 1. Primärblätter stets Gabelnerven, während die Fiedernervigkeit erst nach Bildung des sympodialen Mittelnerven auftritt und die Netznervigkeit auf letztere zurückgeht.

Zitierte Literatur.

Beyerle, R., Untersuchungen über die Regeneration von Farnprothallien. Planta **16,** 622—665 (1932). — Bower, F. O., On leaf-architecture as illuminated by a study of Pteridophyta. Transact. of the Royal Soc. Edinburgh. **51,** Part. III, 657—708 (1917). — Ettingshausen, C. v., Beiträge zur Kenntnis der Flächenskelette der Farnkräuter. Denkschr. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, math. nat. Kl. **22, 37** u. **23, 39,** (1864). — Goebel, K., Grundzüge der Systematik und speziellen Pflanzenmorphologie. Leipzig 1882. — Ders., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Schencks Handb. d. Bot. III/1 (1884). — Ders., Morphologische und biologische Studien. Ann. Jard. Buitenzorg. **7,** 1—140 (1887). — Ders., Pflanzenbiologische Schilderungen, 1. Teil. Marburg 1889. — Ders., Über Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitzber. Bayr. Akad. Wiss. math.-phys. Kl. **26,** 447—497 (1896). — Ders., Organographie der Pflanzen, 3. Aufl., 1. Teil. Jena 1928. — Ders., Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau. Bot. Abhandl. **1,** (1922). — Hegi, G., Illustrierte Flora von Mitteleuropa. 1. Aufl., Bd. I, München 1906. — Heidenhain, M., Die Spaltungsgesetze der Blätter. Jena 1932. — Hofmeister, W., Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen. Leipzig 1851. — Karpowicz, W., Studien über die Entwicklung der Prothallien und der ersten Sporophytblätter der einheimischen Farnkräuter. Bull. Acad. Polon. d. Scienc. et de Lettres, Série B, Krakau 1927. — Kaufholz, E., Beiträge zur Morphologie der Keimpflanzen. Diss. Rostock 1888. — Kny, L., Botanische Wandtafeln, Erläuterungen: Entwicklung von Aspidium filix mas. (1878). — Ders., Die Entwicklung der Parkeriaceen, dargestellt an Ceratopteris thalictroides Brong. Verhandl. Kais. Leopold. Carol. Deutsch. Akad. d. Naturf. Halle. **37,** 1—80 (1875). — Lagerberg, T., Zur Entwicklungsgeschichte des Pteridium aquilinum (L.) Kuhn. Ark. f. Bot. **6,** 1—28 (1906). — Ders., Morphologisch-Biologische Bemerkungen über die Gamophyten einiger schwedischer Farne. Svensk Bot. Tidskr. **2,** 229—275 (1908). — Leitgeb, H., Studien über die Entwicklung der Farne. Sitzber. K. Akad. Wiss. Wien, 1. Abt. **80,** (1879). — Leszczyc-Suminski, J., Graf v., Zur Entwicklungsgeschichte der Farnkräuter. Berlin 1848. — Luerssen, Chr., Die Farnpflanzen, in Rabenhorsts Kryptogamenflora. III, (1889). — Möhring, W., Über die Verzweigung der Farnwedel. Diss. Berlin 1887. — Orth, R., Morphologische und physiologische Untersuchungen an Farnprothallien Planta **25,** 104—150 (1936). — Ders., Zur Keimungsphysiologie der Farnsporen in verschiedenen Spektralbezirken. Jahrb. wiss. Bot. **84,** 358—426 (1937). — Sadebeck, R., Zur Wachstumsgeschichte des Farnwedels. Verhandl. Bot. Ver. f. d. Provinz Brandenburg, 1873. — Ders., Pteridophyta. Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien. 1. Teil, 4. Abt. (1902). — Troll, W., Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. I. Bd., 1. Teil. Berlin 1937. — Ders., Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin 1928. — Velenovsky, J., Vergleichende Morphologie der Pflanzen. 1. Teil. Prag 1905. — Wettstein, R., Handbuch der systematischen Botanik. 4. Aufl. (1935).

Die lumineszenzmikroskopische Analyse des Transpirationsstromes in Parenchymen.

I. Mitteilung: Die Methode und die ersten Beobachtungen.

Von **Siegfried Strugger.**

(Aus der Botanischen Anstalt der Universität Jena.)

Mit 1 Abbildung im Text und Tafel I.

I. Einleitung.

Die Frage der Wasserbewegung im Pflanzenkörper gliedert sich in zwei Probleme. Zunächst erfolgt die Wasserleitung in den Holzteilen der Leitbündel, die wir demnach als faszikuläre Leitung bezeichnen und deren Mechanik heute wohl als geklärt betrachtet werden muß. Diese Wasserbewegung geht im Lumen der Gefäße vor sich und wird durch den Transpirationszug aufrechterhalten.

Der Transpirationsstrom muß sich auch von den Leitbündeln bis zur transpirierenden Oberfläche mit unverminderter Intensität fortsetzen. Nur die lebendigen Zellen der Parenchyme können den extrafaszikulären Weg des Transpirationsstromes vorstellen, der freilich im Verhältnis zum faszikulären relativ kurz ist.

Stellt man sich die Frage, wo die Wasserbewegung in Parenchymen vor sich geht, so sind zwei Möglichkeiten denkbar: 1. Die Wasserbewegung könnte vornehmlich durch die Membransysteme der Parenchymzellen erfolgen. 2. Sie könnte aber auch durch die Parenchymzellen hindurch auf osmotischem Wege zustande kommen.

ad 1. Sachs stellte schon 1865 in seiner Experimentalphysiologie für die Wasserbewegung im Pflanzenkörper ganz allgemein eine Imbibitionstheorie auf, nach welcher der Transpirationsstrom sowohl in den Leitbahnen als auch in den Parenchymen in erster Linie durch die Zellmembranen hindurch auf Grund ihres starken Imbibitionsvermögens laufen soll. Für die Leitbahnen konnte jedoch schon nach kurzer Zeit ein schlagender Gegenbeweis geführt werden, der mit dazu beitragen mochte, daß die Imbibitionstheorie auch für die extrafaszikuläre Leitung des Wassers kaum mehr in Betracht gezogen wurde. Über die Leitung in Parenchymen äußert sich Sachs in seiner Experimentalphysiologie (S. 222) in klarer Weise folgendermaßen: „Daß diese Fortleitung des

Wassers vom Bündel durch die nächsten Zellen zu den entfernteren hin durch Endosmose, d. h. durch Vermittlung des Zellinhaltes geschehe, ist möglich, aber ebenso denkbar und der Geschwindigkeit des Vorganges entsprechender ist auch hier die Annahme, daß die Wasserbewegung vorzugsweise durch die Substanz der Zellhäute von einer Zelle auf die andere übergeht."

Es muß betont werden, daß bislang gegen diese Auffassung von Sachs kein experimenteller Gegenbeweis erbracht werden konnte.

ad 2. Auf Grund der überragenden Autorität, die sich der Gedanke einer osmotischen Wasserbewegung mit der Analyse der osmotischen Phänomene durch Pfeffer (1877) errungen hatte, wurde wohl in erster Linie die Imbibitionstheorie von Sachs durch die Auffassung einer rein osmotischen Wasserbewegung in den Parenchymen abgelöst. Die quantitative Bestimmung der Saugkraftgefälle in den Parenchymen durch Ursprung und Blum (1918) schien einer rein osmotischen Bewegung des extrafaszikulären Transpirationsstromes eine starke Stütze zu geben, so daß heute kaum noch in den führenden Hand- und Lehrbüchern der alten Auffassung von Sachs gedacht wird, und die Lehre von der osmotischen Wasserbewegung in den Parenchymen wohl zum gesicherten Allgemeingut der Stoffwechselphysiologie zu zählen scheint.

Doch sprechen auch in der Literatur nicht alle gefundenen Tatsachen für diese Auffassung.

Buscalioni und Pollacci (1901) konnten mit Hilfe feiner Kollodiumhäutchen, die sie auf der Oberfläche von Blättern herstellten, klar den Nachweis erbringen, daß die kutikuläre Transpiration nicht etwa gleichmäßig an der Oberfläche der Epidermiszellen erfolgt, sondern daß regelmäßig oberhalb der Epidermisantiklinen die kutikuläre Transpiration am stärksten ist. Diese Antiklinentranspiration ist aber nur so erklärbar, daß der Transpirationsstrom in den Antiklinen an die Oberfläche des Blattes stoßen muß.

Colin und Rufz de Lavison (1910) beobachteten an Wurzeln das Vordringen von Farbstoffen und Salzen bis zur Endodermis in radialer Richtung durch die Zellmembranen hindurch, was später (1921) auch von Ziegenspeck bestätigt werden konnte.

Rudolph (1925), ein Schüler Stahls, fand in transpirierenden Blättern eine Ausbreitung von Eisensalzen in den Zellmembranen. Auch ein Wasserauspressen ist unter Druck aus den Antiklinen der Epidermis des freilich toten *Begonia*-Blattes möglich gewesen.

Selber konnte ich (1938) die Wegsamkeit der Parenchymzellwände lebender Gewebe für fluoreszierende Stoffe unter Beweis stellen, nachdem durch Frey-Wyßling (1937) die Entdeckung der submikroskopischen Kapillarensysteme in den Zellmembranen erfolgte, und damit die morphologische Grundlage für die Wegsamkeit der Zellwände in der Richtung ihrer optischen Achse gegeben wurde.

Wenn wir aber die stärkste Stütze für den osmotischen Wassertransport, nämlich die zweifellos realisierten Saugkraftgefälle einmal vom Standpunkte der Imbibitionstheorie aus untersuchen, so ergibt sich zwanglos folgendes Bild:

Nach der herrschenden Vorstellung wird das Saugkraftgefälle dadurch erzielt, daß die Vakuolen der oberflächennahen Zellen durch Transpiration Wasser verlieren und damit ihre Saugkraft erhöhen. Es kommt sonach allmählich ein Saugkraftgradient zustande, der von den gefäßbündelnahen zu den oberflächennahen Zellen gesetzmäßig verläuft. Dieser Gradient liefert die dynamische Grundlage für die Wasserbewegung im osmotischen Sinne. Die osmotische Bewegung des Transpirationsstromes ist dann eine Folge des Saugkraftgradienten.

Betrachten wir aber einmal diese Verhältnisse vom Standpunkte einer vorzugsweisen Wasserbewegung in den Parenchymen durch die Membransysteme. Vorausgesetzt, daß die Wegsamkeit der Membranen für Wasser und gelöste Stoffe im Sinne ihrer optischen Achse gegeben ist, was unzweifelhaft sichergestellt werden konnte (Frey-Wyßling 1937, Strugger 1938), würde nach dieser Vorstellung der Transpirationsstrom sich unabhängig vom Zellinhalt von den Gefäßlumina ausgehend in die submikroskopischen Kapillaren der Parenchymzellmembranen bis zur Pflanzenoberfläche hin fortsetzen. Es würden also nicht nur die mikroskopischen Wasserfäden in den Gefäßen unter Kohäsionszug stehen, sondern auch die submikroskopischen Wasserfäden in den Membrankapillaren. Dieser Kohäsionszug muß aber mit der Annäherung an die Pflanzenoberfläche gesetzmäßig zunehmen, so daß ein Gradient für den Kohäsionszug gefordert werden muß, der mit dem nachgewiesenen Saugkraftgradienten parallel laufen müßte. Zwischen dem Kohäsionszug in den Kapillaren der Zellwände und dem Zellinhalt muß aber dann auch ein Gleichgewicht angestrebt werden, welches zur Realisierung des Saugkraftgefälles führt.

Dann wäre der Transpirationsstrom die Ursache für das Saugkraftgefälle in den Parenchymen. Das Saugkraftgefälle wäre dann nur der Ausdruck des Imbibitionszustandes der Zellmembranen.

Wir kommen also zum Schluß, daß das Saugkraftgefälle keineswegs zwingend einen osmotischen Wassertransport in den Parenchymen beweist. Im Sinne der Fassung von Sachs könnten beide Arten der Wasserbewegung verwirklicht sein, wobei zweifellos der Geschwindigkeit des Transpirationsstromes adaequater die Existenz eines intramembranösen Transpirationsstromes in den Parenchymen anzusehen ist.

Diese Frage konnte bislang experimentell nicht in entscheidender Form in Angriff genommen werden, da eine geeignete Methodik fehlte.

Die vorliegende Arbeit macht es sich zur Aufgabe, eine Methodik mitzuteilen, mit deren Hilfe eine Entscheidung über den Weg des Transpirationsstromes in Parenchymen möglich ist. Auch die entscheidenden Versuche, welche die Richtigkeit der Auffassung von Sachs beweisen, sollen anschließend mitgeteilt werden.

II. Methodik.

Aufbauend auf den Erfahrungen von Metzner (1924), Ellinger und Hirt (1930), Haitinger (1933/35), Schumacher (1933) und Döring (1935) habe ich 1938 die Frage der Wanderung fluoreszierender Stoffe in einfachen Zellgeweben analytisch untersucht und bin dabei zu folgenden, für den Ausbau der geforderten Methodik wichtigen Ergebnissen gelangt:

1. Die Ausbreitung fluoreszierender Stoffe erfolgt nach lokaler Farbstoffgelatineauflage auf das Gewebe und nach Bedeckung mit Paraffinöl zunächst primär immer in der Zellmembran.

2. Die Geschwindigkeit der Wanderung in den Membransystemen hängt besonders auffallend von der Gewebeart ab. Im *Helodea*-Blatt ist es ein subepidermaler Parenchymzellenzug, der die größten Geschwindigkeiten dieser Wanderung aufwies (Mittelrippenphänomen).

3. Die Frage, ob und wie lange ein Farbstoff durch die Membranen zu wandern vermag, ist dahin gelöst worden, daß das Alter der Zellen, die C_H-Lage der Imbibitionsflüssigkeit in den Membranen und die Adsorptionsfähigkeit (allgemein gesprochen die Speicherungsfähigkeit) des Zellinhaltes dafür maßgeblich ist. Je geringer das Speicherungsvermögen des Zellinhaltes für den betreffenden Farbstoff war, desto weiter konnte man eine Wanderung in den Membranen feststellen.

4. Nach möglichster experimenteller Einengung wurde die Mechanik der Farbstoffwanderung in den Membranen so gedeutet, daß das Paraffinöl den von Frey-Wyßling (1937) entdeckten submikroskopischen Kapillaren der Membranen das Imbibitionswasser entzieht, wodurch eine Konvektionsströmung in diesen Kapillaren erzeugt wird.

Durch diese Strömung wird der Farbstoff mitgerissen, so daß die Farbstoffwanderung nur eine Wasserströmung im Sinne der Auffassung von Sachs anzeigt.

Treffen diese Auffassungen und Befunde zu, so müßte es sich ermöglichen lassen, die Existenz eines intramembranösen Transpirationsstromes auch im Landpflanzenkörper experimentell nachzuweisen.

Die wichtigsten methodischen Voraussetzungen zur Führung dieses Nachweises waren folgende:

1. Solche Untersuchungen mußten mit einer lumineszenzmikroskopischen Apparatur durchgeführt werden, die es ermöglicht, die Oberfläche und auch tiefer liegende Parenchymzellschichten des unverletzten, normal transpirierenden Landpflanzenkörpers ohne irgendeine besondere Präparation auf ihre Fluoreszenz hin zu prüfen.

2. Die Auswahl eines geeigneten, auch in höchsten Verdünnungen noch stark fluoreszierenden Stoffes mußte auf Grund meiner Erfahrungen (1938) so vorgenommen werden, daß ein Farbstoff gewählt wurde, der durch den Zellinhalt nicht schnell gespeichert wird, und somit den Wasserbahnen in der Membran nicht schon von den gefäßbündelnahen lebenden Zellen entrissen wird.

ad 1. Meine bisherigen Untersuchungen habe ich mit dem Lumineszenzmikroskop für durchfallendes Licht von Zeiß durchgeführt. Dieses lichtstarke Instrument erwies sich für die Untersuchung ein- bis zweizellschichtiger Gewebe als ungemein geeignet. Dagegen ist es im durchfallenden Lichte unmöglich, unverletzte, luftführende Pflanzenteile einer fluoreszenzmikroskopischen Untersuchung zu unterwerfen. Dank der tatkräftigen Unterstützung von seiten des Zeißwerkes und der Zeißstiftung, denen ich an dieser Stelle meinen herzlichen Dank zum Ausdruck bringen will, war es mir möglich, in relativ kurzer Zeit für meine Untersuchungen ein Epilumineszenzmikroskop zu erlangen.

Die nebenstehende Fig. 1 zeigt eine Ansicht des Instrumentes. Eine hier nicht abgebildete 10 Amp. Bogenlampe liefert ein genügend ultraviolettreiches Licht, welches durch einen Quarzkollektor in eine Kupfersulfatküvette (1%) geleitet wird, dann eine Quarzsammellinse passiert und schließlich durch geeignete Filter (am besten für solche Untersuchungen ein UG1/1,5 mm) in die Tubusöffnung des Epikondensors W (zentriert mit einer Uranglasscheibe) eingeleitet wird. Die Schiebeblende des Epikondensors W wird am besten ganz entfernt. Als Objektive werden die üblichen Epi-Spezial-Achromate verwendet. Am besten eignen sich Epi-Objektive: 5,3/0,14; 9,7/0,30; 16/0,40; 33/0,60; Homogene Immersion 50/1,0. Dazu werden die vorgeschriebenen Hohlspiegel angebracht, deren Mattglasring zwecks Vermeidung unnötiger Lichtverluste entfernt wird. Auch empfiehlt es sich, eine sorgfältige Nachregulierung der Hohlspiegel vorzunehmen. Man lockert dazu die kleinen Feststell-

schräubchen und dreht den Hohlspiegel so lange, bis die größtmögliche Helligkeit der Fluoreszenz erzielt ist. Als Okular wird ein 10 faches nach Huygens benutzt, in welches noch ein Euphosfilter eingeschaltet werden soll.

Mit dieser Apparatur konnten alle Ansprüche für die geplante Untersuchung erfüllt werden.

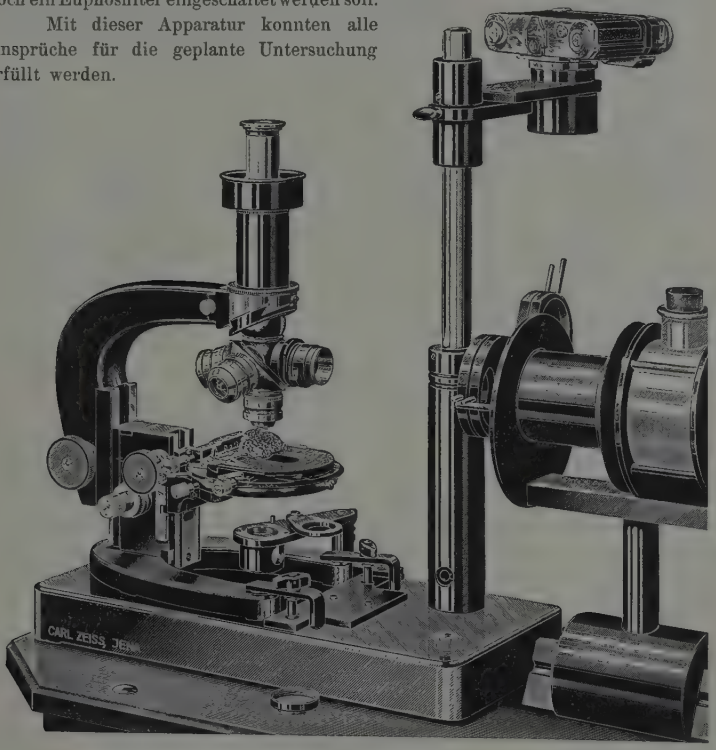


Fig. 1.

ad 2. Die Auswahl eines geeigneten Farbstoffes erfolgte empirisch und gestützt auf theoretische Überlegungen. Die Wahl fiel auf das Berberinsulfat (Berberinum sulfuricum cryst. Merck Nr. 1817 $C_{20}H_{17}NO_4 \cdot H_2SO_4 + 2\,H_2O$). Dieser Farbstoff ist basisch und wird nur im stärker alkalischen Bereich elektroadsorptiv vom Zellinhalt gespeichert. Unter normalen Umständen erfolgt seine Speicherung im Protoplasten nur sehr langsam. Außerdem besitzt der Farbstoff den unschätzbaren Vorteil, gerade bei seiner Anwesenheit in den Zellulosemembranen äußerst stark, selbst in verdünntestem Zustande, gelblich zu fluoreszieren.

Das Fluoreszein erwies sich auf Grund der Vorversuche als gänzlich ungeeignet, da es viel zu rasch von den Protoplasten der gefäß-

bündelnahen Zellen gespeichert wird. Somit kann dieser Farbstoff kein geeigneter Anzeiger für den Wasserstrom in den Membranen sein.

Die Einführung des Berberinsulfates in den Pflanzenkörper erfolgte auf möglichst einfache Weise. Die von Küster (1911) für die Vitalfärbung angewandte Methodik des Anstieges in den Leitbündeln wurde dafür benutzt. Größere Pflanzenteile, wie Blätter oder Sprosse, wurden einfach in eine Berberinsulfatlösung 1 : 100 (gelöst in destilliertem Wasser) eingefrischt. Auch die zarte *Helxine Soleirolii* wurde in eine kleine Mikrovase in den Farbstoff eingefrischt. Mit Vaseline wurde die Vase dann verschlossen, so daß der eingekittete Sproß mit seiner basalen Schnittfläche das Berberinsulfat in seine Leitbündel aufnehmen konnte und zugleich, auf einem Objektträger liegend, der mikroskopischen Analyse unterworfen wurde.

III. Grundbeobachtungen.

1. *Helxine Soleirolii* (Urticaceae).

Wird in der oben angegebenen Weise ein Versuch mit Berberinsulfat angesetzt, so kann man zunächst den faszikulären Transpirationsstrom in schöner Weise im Hauptsproß fluoreszenzoptisch verfolgen. Innerhalb der ersten 2 Minuten schießt der Farbstoff in den Leitbündeln hoch, ohne sich zunächst in die Abzweigungen der älteren Blätter zu verteilen. Er gelangt auf diese Weise zuerst zu den jüngsten apikalen Sproßteilen und läuft mit großer Geschwindigkeit in die Leitbündel der jüngeren noch wachsenden Blätter hinein. Erst später beginnt sich der Farbstoff auch in die Nervatur der älteren Blätter auszubreiten. An den jungen Sproßteilen und Blattstielen zeigt sich nach 4—6 Minuten — je nach der Stärke der Transpiration — eine sehr auffallende Erscheinung. Während der dichte Jugendhaarpelz, der aus lebendigen Zellen besteht, ursprünglich nur eine leicht graublaue Fluoreszenz der Haarmembranen aufwies, zeigt sich allmählich eine immer stärker werdende Fluoreszenz der basalen, an die Atmosphäre grenzenden Haarmembranteile. Die Fluoreszenzfarbe stimmt vollständig mit der des Berberinsulfates überein, so daß man auf Grund dieser Beobachtungen sagen kann, daß das in den Leitbündeln zugeleitete Berberinsulfat an den jungen Sproßteilen und Blattstielen zuerst in den freiliegenden Membranpartien der lebendigen Haare erscheint. Außer den basalen Membranteilen der Haare und den Leitbündeln ist noch nirgends die Anwesenheit des Berberinsulfates nachweisbar. Im Laufe der nächsten 10 Minuten verstärkt sich die Berberinsulfatfluoreszenz in den Haar-

membranen allmählich zu außerordentlich starker Intensität, und das Berberinsulfat ist auch gegen die Haarspitzen zu nachweisbar. Schließlich ergibt sich das in Tafel-Fig. 1 photographisch wiedergegebene Bild einer außerordentlich starken Fluoreszenz der Membranen des Jugendhaarpelzes. Bei stärkerer Vergrößerung (Tafel-Fig. 2) kann man die Anwesenheit des Berberinsulfates ausschließlich in den Membranen und den Verteilungsgradienten längs der Haare deutlich erkennen. Nach weiteren 10 Minuten ist auch die Anwesenheit des Berberinsulfates in den eingesenkten Membranantiklinen der Haarzellen nachweisbar, und auch die Antiklinen der Epidermis und der subepidermalen Zellen sind dann deutlich gefärbt (Tafel-Fig. 3). Dabei gilt für die Haare die Gesetzmäßigkeit, daß jüngere Haare allmählich ganz durchgefärbte Membranen aufweisen, ältere dagegen im untersten Drittel fluoreszieren. Die Membranen der jüngeren Haare sind also wegsamer für Wasser und Farbstoff als die apikalen Teile der ältere Haare.

Die Beobachtung der Berberinsulfatwanderung an der Blattunterseite junger Blätter ergibt innerhalb weniger Minuten nach dem Versuchsbeginn folgendes Bild: Der faszikulär durch die Gefäßbündel in das Blatt eindringende Farbstoffstrom tritt innerhalb kürzester Zeit durch die Epidermisantiklinen oberhalb der Leitbündel an die Oberfläche des Blattes. Dabei sind wiederum die Nervhaare besonders bevorzugt (vgl. Tafel-Fig. 4). Immer stärker wird dann die Fluoreszenz der Epidermisantiklinen, und auch vom Nerv ausgehend breitet sich die Durchfärbung der Antiklinen allmählich auf die Epidermis der Interkostalfelder aus (vgl. Tafel-Fig. 4). Besonders auffallend ist das Verhalten der Stomata und der kleinen Deckhaare. Die Spaltwände der Stomata-Schließzellen leuchten zuerst stark auf und behalten auch nach länger dauernden Versuchen ein stärkeres Leuchten bei (Tafel-Fig. 4). Ebenso verhalten sich die sehr kleinen gleichmäßig verbreiteten Deckhaare.

Auch im Blatt sind es immer die Antiklinenmembranen, die den durch die Leitbündel eingeführten Farbstoff enthalten; ob auch die Kuppenmembranen Farbstoff enthalten, ist dadurch noch nicht entschieden. Allmählich ist dann das ganze Blatt in dieser Weise gleichmäßig durchgefärbt.

Bei diesen Versuchen ist das zweiseitig beblätterte Stämmchen, dessen Blätter in einer Ebene ausgebreitet liegen, mit der Unterseite nach oben untersucht worden. Dreht man etwa nach 20 Minuten die Pflanze um und untersucht die oberseitige Epidermis der Blätter, so ist noch keine Antiklinenfärbung zu erkennen.

In den alten Blättern wiederholt sich der oben beschriebene Prozeß in gleicher Weise, nur etwas langsamer.

2. *Parietaria judaica.*

Diese stark transpirierende Pflanze wurde mit dem Rasiermesser abgeschnitten und mit dem Hauptsproß in Berberinsulfat 1:100 eingefrischt und eine Viertelstunde im Gewächshaus stehen gelassen. Die Gefäßbündel und Antiklinen der Blattunterseite sind schon innerhalb kurzer Zeit (es dauert nur wenige Minuten) durchgefärbt. Ganz besonders schön kann das Eindringen des Farbstoffes in die Blattrandhaare beobachtet werden (Tafel-Fig. 7). Es besteht sonach kein Zweifel, daß hier die Haare eine transpirationssteigernde Funktion besitzen und den Transpirationsstrom besonders stark anziehen.

3. *Tradescantia albiflora.*

Ein junger Sproß wurde etwa auf eine Stunde in Berberinsulfat 1:100 eingefrischt und im Gewächshause stehen gelassen. Die Beobachtung der Blätter ergab auch hier zunächst das Einströmen des Farbstoffes in die Nervatur des Blattes. Von dort aus wandert der Farbstoff in die Epidermisantiklinen ein. Der Vorgang geht bei dieser Pflanze aber wesentlich langsamer vor sich, da sie offenbar weniger stark transpiriert als die beiden vorhergehenden Objekte.

a) Blattunterseite. Zunächst ist oberhalb der farbstoffführenden Leitungsbahnen keine Anwesenheit des Berberinsulfates in den Zellwänden nachweisbar. Die Antiklinen der Epidermis haben nur eine leichte bläuliche Eigenfluoreszenz. Bald aber beginnen sich die Epidermisantiklinen oberhalb der Nerven lokal anzufärben. Dieser Vorgang schreitet unter allmählicher Ausbreitung auf die ganze Blattfläche vorwärts, so daß sich schließlich ein Bild ergibt, wie es in Tafel-Fig. 5 photographisch wiedergegeben ist. Die Epidermisantiklinen sind dann scharf herausgefärbt. Die Zwickel zeichnen sich durch eine helle Fluoreszenz aus. Besonders stark tritt aber die Anreicherung des Berberinsulfates in den Antiklinen der Spaltöffnungsapparate auf. Hier sind es wiederum die Spaltwände der Schließzellen, die sich elektiv zuerst färben und auch später immer eine stärkere Anreicherung des Farbstoffes aufweisen. Aber auch die polaren Membranstellen an der gemeinsamen Grenze zwischen Schließzellen und polaren Nebenzellen zeichnen sich durch eine besonders starke Anfärbung aus. In diesem Zusammenhange ist es von Interesse darauf hinzuweisen, daß Drawert[1]) an alkoholfixiertem Material von *Tradescantia virginica* ebenfalls eine besonders starke elektive Färbbarkeit dieser Stellen beobachten konnte.

1) Auf Grund einer persönlichen Mitteilung (1937).

b) Die Blattoberseite ist stomatafrei, und die Epidermis ist ein typisches Wasserspeichergewebe. Trotzdem ist die kutikuläre Transpiration an der Färbung der Membranantiklinen der Epidermiszellen mit Leichtigkeit fluoreszenzoptisch nachzuweisen. Ausgehend von der Nervatur färben sich auch hier alle Antiklinen gleichmäßig durch. Besonders stark reichert sich der Farbstoff in gesetzmäßiger Weise in den Zwickeln an (Tafel-Fig. 6).

4. *Ranunculus ficaria.*

Ein jüngeres Blatt wurde mit dem Blattstiel in Berberinsulfat 1 : 100 eingefrischt und 30 Minuten lang im Versuchshaus stehen gelassen. An der Unterseite sind die Epidermisantiklinen deutlich durchgefärbt. Besonders stark heben sich die Spaltwände der Schließzellen ab. Betrachtet man aber am selben Blatt die Oberseite, so kann man feststellen, daß die Epidermisantiklinen nur sehr schwach fluoreszieren, dagegen fast elektiv die Spaltwände der Stomata aufleuchten. Die Oberseite von *Ranunculus ficaria* zeigt also eine sehr starke stomatäre Transpiration, aber eine sehr schwache epidermale (vgl. Tafel-Fig. 8 und 9).

IV. Versuche unter Wasser und in Paraffinöl.

Wenn auch schon die Art der Farbstoffverteilung ein sicheres Indizium dafür war, daß der Farbstoff durch den intramembranösen Transpirationsstrom in den Parenchymzellmembranen bis zu den transpirierenden Oberflächen weitergeleitet wird, so war es doch von Interesse, den Nachweis zu erbringen, daß ein Sproßabschnitt, der unter Wasser gesetzt wurde, keine derartige Farbstoffwanderung aufzuweisen hatte. Der entsprechende Versuch an *Helxine Soleirolii* ergab auch das erwartete Ergebnis. Die Anfärbung der Antiklinen unterbleibt in submergierten Sproßabschnitten, da die Transpiration unterbunden war.

Von größter Wichtigkeit für die Deutung meiner Versuche an *Helodea* (1938) war es aber, denselben Versuch mit Paraffinöl durchzuführen. Es zeigte sich, daß mit großer Sicherheit unter Paraffinöl tatsächlich das Berberinsulfat allmählich (freilich langsamer als bei freier Transpiration) bis in die Membranen der Haare vordringt. Auch die Antiklinen der Epidermisunterseite färben sich durch. Entsprechend den Paraffinölversuchen konnte auch mit Glukose- und KNO_3-Lösungen (0,5 molar) derselbe Effekt erzielt werden. Demnach kann es keinem Zweifel unterliegen, daß das Paraffinöl den submikroskopischen Kapillaren Wasser entzieht. Wie schon Yamaha (1937) betont, ist das Paraffinöl kein osmotisch indifferentes Einbettungsmittel für Pflanzenzellen. Dies

scheint mir für die Methodik der Saugkraftmessungen eine sehr wesentliche Feststellung zu sein.

V. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Es wurde eine epilumineszenzmikroskopische Methodik ausgearbeitet, um mit einem geeigneten Farbstoff die Wasserbewegung in den Parenchymen der Landpflanzen zu analysieren. Mit Hilfe des Lumineszenzmikroskopes von Zeiss für auffallendes Licht (Epikondensor W) und mit Berberinsulfat als Farbstoff wurde gezeigt, daß für die Parenchyme die Imbibitionstheorie von Sachs gültig ist. Der extrafaszikuläre Transpirationsstrom bewegt sich mit großer Geschwindigkeit in den Membransystemen bis zur verdunstenden Pflanzenoberfläche.

2. Das Berberinsulfat reichert sich in denjenigen oberflächlichen Membranteilen der Pflanzenorgane an, die besonders stark transpirieren, das sind die basalen Membranteile der Haare, die Spaltwände der Stomata und die Antiklinen der Epidermis. Nach längeren Versuchszeiten läßt sich aber der Farbstoff auch in den Antiklinen der subepidermalen Zellen deutlich nachweisen. Sonach eignet sich die lumineszenzmikroskopische Methode zur mikrotopographischen Analyse der Transpirationsorte der Pflanzenoberfläche.

3. Hemmung der Transpiration hat auch eine Hemmung der Farbstoffausbreitung zur Folge. Es besteht sonach kein Zweifel, daß neben der osmotischen Wasserversorgung der einzelnen Zellen, der Transpirationsstrom in den Parenchymen seinen Weg durch die Substanz der Zellwände nimmt. Die submikroskopischen Kapillaren enthalten demnach kontinuierliche Wasserfäden, die mit den Gefäßlumina kommunizieren müssen. Die von Ursprung gemessenen Saugkraftgefälle sind eine Folge des Kohäsionszuggradienten in den Parenchymzellwänden und sind sonach der Ausdruck des Imbibitionszustandes der Zellwände.

4. Mit dem Transpirationsstrom bewegen sich vermutlich auch die Nährsalze unabhängig von der Permeabilität der Protoplasmen in den Zellmembranen bis zur Pflanzenoberfläche. Das Membransystem stellt sonach die große innere Oberfläche dar, aus welcher die Protoplasten die notwendigen Nährstoffe aufnehmen können.

Literatur.

Buscalioni, L., e Pollacci, G., Ulteriori ricerche sull'applicazione delle pellicole di collodio allo studio di alcuni progressi fisiologici delle piante ed in particular modo della transpirazione vegetale. Atti R. Istit. Bot. dell'Università di Pavia, 2. ser., **7**, 44 (1901). — Colin, H., et S. d. Rufz de Lavison, Du mode de

pénétration de quelques sels dans la plante vivante. Rev. gén. d. Bot.. No. **258**, (1910). — Döring, H., Versuche über die Aufnahme fluoreszierender Stoffe in lebende Pflanzenzellen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **53**, 415 (1935). — Ellinger, Ph., und Hirt, A., Eine Methode zur Beobachtung lebender Organe mit stärksten Vergrößerungen im Lumineszenzlicht (Intravitalmikroskopie). Abderhalden, Handb. d. biol. Arbeitsmeth. Abt. V. 2/2 (1930). — Frey-Wyßling, A., Röntgenometrische Vermessung der submikroskopischen Räume in Gerüstsubstanzen. Protoplasma **27**, 372 (1937). — Haitinger, M., Die Grundlagen der Fluoreszenzmikroskopie II. Wirkung der Fluorochrome auf pflanzliche Zellen. B. B. C. Abt. A. **53**, 378 (1935). — Ders. u. Linsbauer, L., Die Grundlagen der Fluoreszenzmikroskopie und ihre Anwendung in der Botanik. B. B. C. Abt. A. **50**, 432 (1933). — Küster, E., Über die Aufnahme von Anilinfarben in lebende Pflanzenzellen. Jahrb. f. wiss. Bot. **50**, 251 (1911). — Metzner, P., Zur Kenntnis der photodynamischen Erscheinung. III. Über die Bindung der wirksamen Farbstoffe in der Zelle. Biochem. Zeitschr. **148**, 498 (1924). — Pfeffer, W., Osmotische Untersuchungen, Leipzig, 1877. — Rudolph, K., Epidermis und epidermale Transpiration. Bot. Arch. **9**, 49 (1925). — Sachs, J., Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen. Leipzig, 1865. — Schumacher, W., Untersuchungen über die Wanderung des Fluoreszeins in den Siebröhren. Jahrb. f. wiss. Bot. **77**, 685 (1933). — Strugger, S., Fluoreszenzmikroskopische Untersuchungen über die Speicherung und Wanderung des Fluoreszeinkaliums in pflanzlichen Geweben. Flora, **32**, 251 (1938). — Ursprung, A., und Blum, G., Zur Kenntnis der Saugkraft III. 4. *Hedera Helix*. Abgeschnittenes Blatt. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **37**, 453 (1918). — Yamaha, G., Zur Methodik und Theorie der Vitalfärbung pflanzlicher Protoplasten. Bot. Mag. (Tokyo) **51**, 533 (1937). — Ziegenspeck, H., Über die Rolle des Casparyschen Streifens der Endodermis und analoge Bildungen. Ber. d. Deutsch Bot. Ges. **39**, 302 (1921).

Die speziellere Literatur soll im Zusammenhange mit der besonderen Ausarbeitung bestimmter Fragen zitiert werden.

Tafelerklärung.

Tafel I.

Alle Aufnahmen wurden mit dem Lumineszenzmikroskop für auffallendes Licht mit dem Epikondensor W von Zeiß gemacht. Lichtquelle: Bogenlampe 10 Amp. Filter: vor dem Epikondensor Kupfersulfatküvette 1%. Schott UG1 1,5 mm. Filter vor der Kamera (Okular): Euphos Deckglas und Schott GG11 1,5 mm. Platten: Perutz „Peromnia" panchromatisch. Kamera: Zeiss Fernrohr-Miflex.

Fig. 1. Apikales Sproßende von *Helxine Soleirolii*. Der Sproß war 33 Minuten lang in Berberinsulfat 1:100 eingefrischt. Der Farbstoff sammelt sich in den Membranen der Haare sehr stark an, die auch den Ort stärkster Transpiration darstellen. Obj.: 5,3 Epi, 0,14, Ok.: Huygens 10×. Bel.: 3 Minuten.

Fig. 2. Apikales Sproßende von *Helxine Soleirolii*. 45 Minuten lange Einfrischung des basalen Sproßendes in Berberinsulfat 1:100. Anfärbung der Haarmembranen. Die basale Anreicherung des Farbstoffes deutlich sichtbar. Obj.: 9,7 Epi, 0,30, Ok.: Huygens 10×. Bel.: 3 Minuten.

Fig. 3. *Helxine Soleirolii* apikales Sproßende einer 3 Stunden lang in Berberinsulfat 1:100 eingefrischten Pflanze. Deutliche Färbung der Haarwände und der Epidermisantiklinen. Obj.: 16 Epi, 0,40, Ok.: Huygens 10×. Bel.: 5 Minuten.

Fig. 4. Älteres Blatt von *Helxine Soleirolii*, Blattunterseite. Der Sproß war 1 Stunde lang in Berberinsulfat 1:100 eingefrischt. Ausbreitung des Farbstoffes vom Nerv ausgehend in die Epidermis. Die Nervhaare leuchten basal besonders stark. Die Spaltwände der Stomata heben sich deutlich ab. Obj.: 5,3 Epi, 0,14, Ok.: Huygens 10×. Bel.: $3^1/_2$ Minuten.

Fig. 5. Die Blattunterseite eines jüngeren Blattes von *Tradescantia albiflora* 1 Stunde lang eingefrischt in Berberinsulfat 1:100. Die Antiklinen der Epidermis, sowie die Stomatamembranen schön durchgefärbt. Obj.: 16 Epi, 0,40, Ok.: Huygens 10×. Bel.: $4^1/_2$ Minuten.

Fig. 6. Dasselbe Objekt, Aufnahme der Blattoberseite. Deutliche Färbung der Antiklinen und der Zwickel, gleiche Optik wie Fig. 5. Bel.: $4^1/_2$ Minuten.

Fig. 7. Jüngeres Blatt eines 30 Minuten lang in Berberinsulfat eingefrischten Sprosses von *Parietaria judaica*. Die Blattrandhaare zeigen eine kräftige Anreicherung des Farbstoffes. Obj.: 5,3 Epi, 0,14, Ok.: Huygens 10×. Bel.: 3 Minuten.

Fig. 8. Unterseite eines Blattes von *Ranunculus ficaria*, welches 2 Stunden lang in Berberinsulfat 1:100 eingefrischt war. Besonders starke Färbung der Stomataantiklinen und gute Durchfärbung der Epidermisantiklinen. Obj.: 9,7 Epi, 0,30, Ok.: Huygens 10×. Bel.: 4 Minuten.

Fig. 9. Dasselbe wie Fig. 8, Oberseite. Elektive Durchfärbung der Spaltwände der Schließzellen. Epidermisantiklinen nur sehr schwach gefärbt. Gleiche Bedingungen wie für Fig. 8.

Die Veränderlichkeit der Pollengröße bei *Lythrum Salicaria.*

Von **Helen Schoch-Bodmer,** St. Gallen, Schweiz.

Mit 7 Abbildungen im Text.

Inhalt: I. Einleitung. — II. Methodik. — III. Stempel- und Staubblattlängen. — IV. Staubblattlänge und Pollengröße. — V. Einfluß von Ernährungsfaktoren auf die Pollengröße. — VI. Variationsbreite der Pollengröße. Kontinuierliche Reihen. — VII. Pollengröße und Polleninhalt. — VIII. Pollengröße und Pollenfärbung. — IX. Pollengröße, Pollenschlauchwachstum und Fertilität. — X. Zusammenfassung der Hauptresultate.

I. Einleitung.

Bei den Heterostylen aus verschiedenen Familien sind trotz gewisser gemeinsamer Merkmale Unterschiede im physiologischen Verhalten festgestellt worden, die vielleicht mit der Verschiedenheit des Verwandtschaftskreises in Zusammenhang stehen. In bezug auf das Fertilitätsproblem lassen sich schon innerhalb der Dimorph-Heterostylen mindestens zwei Gruppen unterscheiden. Zu der einen Gruppe sind die von Ernst (1933, 1936, 1938) untersuchten *Primula*-Arten zu rechnen, bei denen der Erfolg der Bestäubung von der Größe des Pollens abhängig ist. Ernst (1936 b, 186/187) faßt seine Ergebnisse wie folgt zusammen: „Langgriffel werden durch großen Pollen, Kurzgriffel durch kleinen Pollen fertil bestäubt, gleichgültig, ob dieser Pollen auf verschiedenen Individuen, in gleicher oder in verschiedener Höhenlage desselben Individuums gebildet worden ist.“ Ernst nimmt an, daß die Pollengröße durch bestimmte Erbfaktoren determiniert ist, eine Anschauung, die auch durch von Ubisch (1934, 228) vertreten wird. In die andere Gruppe Dimorph-Heterostyler gehören die von Laibach beschriebenen *Linum*-Arten, bei denen der Pollen von Lang- und Kurzgriffeln die gleiche Größe besitzt. Laibach (1928, 185) gelangt zu

der Auffassung, daß die Fertilität nicht vom Genotypus des Pollens beeinflußt wird, sondern daß für den Erfolg einer Bestäubung einzig die Konstitution des pollenerzeugenden Diplonten in Betracht komme. Es muß zur ersteren Gruppe (*Primula*) noch bemerkt werden, daß wir bei dem Versuch, die Pollengröße genetisch zu definieren, nicht ohne die Annahme auskommen, daß auch diese vom Diplonten bestimmt wird (von Ubisch l. c., 229). Wäre dies nicht der Fall, so müßte z. B. eine Pflanze mit dem Faktorenpaar Pp Pollen von zweierlei Größe (in derselben Anthere) erzeugen.

Bei der trimorphen Art *Lythrum Salicaria* haben wir gegenüber den Dimorphen als fundamentalen Unterschied das Vorkommen von mindestens zwei Pollengrößen auf einer Form. Und zwar tritt dieselbe Pollengröße jeweils bei zwei verschiedenen Formen auf: der große Pollen eines Mittelgriffels ist also genotypisch verschieden vom großen Pollen eines Kurzgriffels; das gleiche gilt für die beiden anderen Pollensorten (Barlow, 1923 und East, 1927). Dagegen haben die verschiedengroßen Pollensorten derselben Pflanze die gleiche genetische Beschaffenheit.

Wir können also bei den Heterostylen folgende drei Fälle, die Pollengröße betreffend, unterscheiden: die verschiedenen Diplonten erzeugen a) gleiche Pollengrößen (*Linum austriacum*), b) verschiedene Pollengrößen, wobei jeder Diplont nur eine Pollengröße aufweist (*Primula*-Arten) oder c) verschiedene + gleiche Pollengrößen, wobei jeder Diplont mehr als eine Pollengröße hervorbringt (*Lythrum Salicaria*).

Während die Pollengrößen bei heterostylen *Primulaceen* wahrscheinlich nur unwesentlich durch Ernährungsfaktoren modifiziert werden (Ernst, 1933, 1936a, 1938a und b; Schäppi, 1934), ist dies bei *Lythrum Salicaria* in weitgehendem Maße der Fall. Ernst (1938b, 206) findet allerdings bei *Primula japonica* eine Zunahme der Pollenkorngröße in den oberen Wirteln des Blütenstandes, die etwa 2,2 μ (betrifft den Mittelwert) beträgt. Wie gezeigt werden soll, sind die Unterschiede bei *Lythrum* zum Teil bedeutend größer (vgl. Schoch-Bodmer, 1937b). — Tischler (1918b, 169, 172) hat für *Lythrum* die Hypothese aufgestellt, daß die Größenunterschiede in den beiden Staubblattkreisen einer Form durch Ernährungsdifferenzen zu erklären seien. Er nimmt an, daß die mittleren und kurzen Staubblätter und ihr Pollen gegenüber den längsten als Hemmungsbildungen aufzufassen sind. Die Messungen, von denen in dieser Arbeit die Rede sein soll, führen nun ebenfalls zu der Schlußfolgerung, daß trophische Einflüsse bei der Entwicklung der Pollengröße von *Lythrum Salicaria* eine wesentliche Rolle spielen.

Wir müssen aber dabei immer im Auge behalten, daß die Verschiedengriffligkeit, d. h. das Auftreten von mehreren Formen, ein durchaus genetisches Problem ist. Der Typus Lang-, Mittel- oder Kurzgriffel wird durch die Veränderung der Ernährungsbedingungen nicht berührt. Es war bei den ca. 6500 Individuen, die ich bis jetzt untersucht habe, immer eindeutig erkennbar, zu welcher der drei Formen die betreffende Pflanze gehörte. Außer den drei bekannten Formen beschreibt Stout (1925) eine „semihomomorphe" Form mit Narben und Antheren der längsten Staubblätter auf gleicher Höhe, die er als Mutation deutet. Haldane (1936, 396) findet in seinem Material weder Genmutationen noch somatische Mutationen. Es ist jedoch anzunehmen, daß die verschiedenen Formen von *Lythrum Salicaria* in ähnlicher Weise durch Mutation aus einer Grundform entstanden sind, wie dies Ernst (1936b, 217) für die heterostylen Primeln postuliert[1]). Der Fund von Stout deutet darauf hin, daß neben den drei bekannten Typen eine größere Zahl von homostylen oder „semihomomorphen" Formen erwartet werden kann. Diese sind jedoch offenbar außerordentlich selten.

Die vorliegende Arbeit will sich aber nicht mit den Veränderungen des Genotypus befassen, sondern einzig mit der modifikativen Änderung der Pollengröße und Griffellänge. Es soll gezeigt werden, daß auf einem und demselben Individuum, also bei gleichbleibender genotypischer Grundlage, die verschiedensten Pollengrößen auftreten können und daß außerdem beträchtliche Schwankungen der Griffellänge vorkommen. Dadurch wird es möglich, die Fertilitätsfrage bei *Lythrum Salicaria* auf rein morphologisch-physiologischer Basis in Angriff zu nehmen. Die nachfolgenden Untersuchungen sind als eine Vorstudie zu späteren Versuchen über die Fertilität der verschiedenen Bestäubungsarten gedacht. Sie wurden veranlaßt durch die Auffindung von Mittelgriffelblüten mit drei Pollengrößen, über die schon früher berichtet worden ist (1927, 310; 1937a, 70). Bei den zuerst beobachteten Blüten dieses Typus befand sich die Anthere des mittleren Staubblattes auf gleicher Höhe wie die Narbe, und die Größe des Pollens entsprach ungefähr derjenigen, die bei normalen mittleren Staubblättern von Lang- und Kurzgriffeln auftritt. Bei den damaligen Untersuchungen wurde nicht auf die beträchtlichen Größenschwankungen geachtet, die sich bei diesem mittleren Pollen von Mittelgriffeln zeigen.

1) Ernst (1936b, 217) weist außerdem darauf hin, daß bei heterostylen Primeln ausnahmsweise durch Mutation auch Bildung genotypisch verschiedener Blüten auf einem Individuum erfolgen kann.

Seit 1927 kamen zu den ersten 13 weitere 76 Fälle von solchen Mittelgriffelblüten mit mehr als zwei Pollengrößen, wobei aber nicht nur Staubblätter von mittlerer Länge, sondern auch Übergangsformen zwischen kurzen und mittleren, sowie zwischen mittleren und langen Staubblättern beobachtet wurden (Tab. 7)[1]). Diese Bildungen können sowohl an Stelle von langen wie von kurzen Staubblättern auftreten; es kommen auch hie und da zwei solcher Übergangsstaubblätter in einer Blüte vor. — Außerdem konnte festgestellt werden, daß sich die Pollengröße durch einen Wechsel der Ernährungsbedingungen, dem die ganze Pflanze unterworfen wird, verändern kann, oder daß Blüten, die verschiedene Stellungsverhältnisse auf einem Individuum aufweisen, sich auch in ihrer Pollengröße unterscheiden.

Die Angaben über die Veränderlichkeit der Pollengröße infolge von Ernährungseinflüssen sind in der Literatur nicht gerade häufig. In bezug auf das Heterostylieproblem interessieren hier vor allem einige Notizen von Barlow und Fischbach. Es ist Barlow (1923, 136) bei *Oxalis valdiviana* aufgefallen, daß bisweilen in Mittelgriffelblüten Staubblätter von mittlerer Länge auftreten; die Pollengröße scheint nicht untersucht worden zu sein. Für *Linum hirsutum*, eine heterostyle Lein-Art mit verschiedener Pollengröße bei Lang- und Kurzgriffeln, gibt Fischbach (1933, 218—221) an, daß die Antheren sowohl bei den Lang-, wie bei den Kurzgriffeln nicht alle auf gleicher Höhe stehen, und daß die niedriger stehenden kleineren Pollen bilden; mit der Länge der Filamente wächst die Pollengröße. Fischbach (S. 240) vermutet bei dieser *Linum*-Art eine Vorstufe zur Heterotristylie. Es wäre wertvoll, bei *Linum hirsutum* einmal eine größere Zahl von Individuen zu untersuchen.

Die Untersuchungen von Freiburg (1933) über die Wirkung von narkotischen Mitteln auf den Pollen von *Linum austriacum* fallen für unsere Problemstellung außer Betracht, da durch die Einwirkung der Narkotika eine Änderung des Genoms (Bildung von diploidem Pollen) stattgefunden hat. Was den Einfluß äußerer Faktoren anbelangt, so waren es vor allem Piech, Kawecka und Krumbholz, die zeigen konnten, daß die Pollenbeschaffenheit durch die Witterung ver-

1) Ich glaube, daß die Frage von Gen- oder Genommutationen somatischer Natur dabei ganz außer Betracht fällt: Wenn nämlich die Übergangsstaubblätter lokale somatische Mutationen wären, so stände kaum zu erwarten, daß eine solche Mannigfaltigkeit von Filamentlängen und Pollengrößen auftritt, wie dies tatsächlich der Fall ist.

ändert werden kann. Piech (1922, 476) fand, daß bei *Linaria genistifolia* und *Antirrhinum maius* durch Verschlechterung der Außenbedingungen eine Veränderung der Pollenkörner bewirkt wird: Bei Temperaturabnahme entsteht nämlich ein großer Prozentsatz an dickwandigen, kleinen Pollenkörnern, die im Gegensatz zu den großen dünnwandigen sehr stärkereich sind. Es muß jedoch beigefügt werden, daß fast alle anderen von Piech untersuchten Arten unter allen Außenbedingungen gleichartige und inhaltsgleiche Pollenkörner ausbildeten, ein Hinweis darauf, daß die Empfindlichkeit des Pollens ein Artmerkmal zu sein scheint. Kawecka (1926) konnte bei *Oenothera* ein ganz entsprechendes Verhalten wie bei *Linaria* und *Antirrhinum* feststellen. Piechs Angaben wurden von Krumbholz (1926) nachgeprüft; er hat bei einigen *Oenothera*-Arten und -Bastarden ebenfalls einen Einfluß der Witterung nachgewiesen, der sich nicht bei allen untersuchten Arten und Bastarden in derselben Weise äußert. Die Untersuchungen von Krumbholz sind für uns deshalb von besonderer Bedeutung, weil sie die Größe des Pollens betreffen: bei *Oenothera Hookeri* und *Oe. r-Lamarckiana* nimmt die Pollengröße gegen Ende Oktober ganz beträchtlich ab (Krumbholz, Tab. I, S. 219); auch bei *Oe. biennis* wird der Pollen Ende September etwas kleiner. Von den *velans*- und *gaudens*-Pollenkörnern der *Oe. Lamarckiana* schreibt der Verf., daß sie durch äußere Einflüsse verschieden leicht angegriffen werden (S. 215). Trotzdem geht der Einfluß der Außenbedingungen bei *Oenothera* im allgemeinen nicht so weit, daß dem „Pollenbild", wie es Renner (1919) fand, seine charakteristischen Eigenschaften genommen werden. Es müssen dazu schon recht starke äußere Einflüsse wirksam sein (Krumbholz, S. 218). Erwähnt sei auch noch eine Arbeit von Firbas (1937, 451), der betont, daß bei den *Gramineen* die Pollengröße veränderlich ist, wobei (außer dem Einfluß der Polyploidie) auch die Ernährung in Betracht gezogen werden muß.

Lythrum Salicaria scheint nun zu denjenigen Arten zu gehören, die gegenüber Ernährungseinflüssen eine große Empfindlichkeit ihres Pollens an den Tag legen.

II. Methodik.

Für die Bezeichnung der Staubblätter und Pollenkörner sollen die Zeichen lg, mi und kz (die Buchstaben l und m sind nicht eindeutig) verwendet werden. Großer Pollen erhält also das Symbol lg, kleiner das Symbol kz; für alle Übergangsgrößen wurde aus praktischen Gründen das Symbol mi gewählt.

Die Bestimmung der Stempel- und Staubblattlängen wurde an frischem Material mit dem Leitzschen Meßokular 6x und Objektiv 1, ohne Tubusauszug vorgenommen, wobei 1 Teilstrich = 59 μ. Die Stempel wurden von ihrer Basis an bis zur Narben-

kuppe gemessen, die Staubblätter von der Stempelbasis bis zur Antherenmitte, die hier der Filamentspitze entspricht. Durch scharfe Abtrennung des Achsenbechers auf der Höhe des unteren Fruchtknotenendes (Stempelbasis) ist es möglich, den Achsenbecher mitsamt den Staubblättern auszubreiten und die Länge der letzteren zu messen und auf Stempellänge zu beziehen (die Filamente sind in der Wandung des Achsenbechers $^1/_2$—1 mm oberhalb der Fruchtknotenbasis inseriert). Nur auf diese Weise kann der Abstand der Antherenmitte von der Narbenkuppe genau ermittelt werden (vgl. dazu Schoute 1928, 303, der die Staubblätter von ihrer natürlichen Basis an mißt).

Die Bestimmung der Pollengröße stößt bei *Lythrum Salicaria* insofern auf Schwierigkeiten, als der Pollen dieser Art (im Gegensatz zum *Primula*-Pollen) sehr rasch abstirbt, wenn man ihn in Wasser bringt. Ohne daß die Membran platzt, treten lösliche Stoffe aus, wobei eine rapide Abnahme des Durchmessers stattfindet (vgl. Schoch-Bodmer, 1936, 64); diese kann ein Ausmaß von 30% erreichen. Bei stärkefreiem Pollen beobachtet man gleichzeitig ein Dunkel- und Körnigwerden des Inhaltes, was als Absterbeerscheinung zu deuten ist. Es bestände nun die Möglichkeit, den Pollen in getötetem Zustande in Glyzerin oder Alkohol zu messen (vgl. Renner, 1919, 325, und Ernst, 1933, 136ff.). Die Messung in Canadabalsam ist jedoch bei regelmäßigem Pollen den anderen Methoden vorzuziehen, weil lufttrockener Pollen in Canadabalsam seine ursprüngliche Form und Färbung beibehält. Auch der Inhalt wird dabei bis zu einem gewissen Grade in Form kleiner Granulationen erkennbar, falls der Pollen stärkehaltig ist. Wenn Stärkekörner fehlen, so erscheint der Inhalt vollkommen klar und durchsichtig, so daß von zwei übereinanderliegenden Pollenkörnern auch das untere in seinen Umrissen scharf hervortritt. Zerquetscht man lufttrockene Pollenkörner in Canadabalsam, so ergeben sie keine Spur von Trübung; sie müssen also außerordentlich wasserarm sein. Die Methode der direkten Einbettung in Canadabalsam wurde m. W. erstmals von mir (Bodmer, 1921, 345) angewendet, später dann durch Pope (1925, 64) sowie Ferguson und Coolidge (1932, 646, 653). Letztere haben den Pollen von *Petunia* in Canadabalsam untersucht und gefunden, daß man in diesem Medium die gleichen Pollengrößen erhält wie bei Messung in Luft; diese Autoren sind der Ansicht, daß Canadabalsam jedem wässrigen Einschlußmittel vorzuziehen sei, da hier ein getreues Bild des lufttrockenen Pollens erhalten wird. Statt Canadabalsam könnte auch Paraffinöl verwendet werden. Ernst (1936a, 96) hat bei *Primula* Versuchsmessungen in Paraffinöl vorgenommen. Er äußert aber[1]) Bedenken gegen diese Methode, da er annimmt, daß die Pollengestalt und -größe durch die Luftfeuchtigkeit beeinflußt wird und der Zustand des Pollens (vor dem Einlegen in Paraffinöl) daher je nach den Außenbedingungen sehr verschieden sein kann. Die Beobachtung zahlreicher Arten hat ergeben, daß der Pollen die Antheren meist in kugelförmiger oder breitellipsoidischer Gestalt verläßt, aber an der trockenen Luft sehr bald eine neue Gleichgewichtsform annimmt. Bei *Lythrum* besitzt die Exine des ursprünglich kugeligen Pollens sechs dünnwandige und sechs dickwandige Längsstreifen; bei der Austrocknung falten sich nun die dünnwandigen Streifen so stark ein, daß die Ränder der dickwandigen Streifen sich ebenfalls nach innen umbiegen, bis sie zusammenstoßen. Das Pollenkorn wird nun zu einem langgestreckten Ellipsoid; von einem der Pole aus betrachtet, erweckt es den Eindruck eines feston-artigen Gebildes aus sechs aneinander gefügten Dreiviertelskreisen (ähnlich gewissen blumen-

1) Mündliche Mitteilung.

artigen Stickereimustern). Der Inhalt hat dabei außerordentlich stark abgenommen und sich weit über den Grenzschrumpfelungszustand hinaus kontrahiert. Nehmen wir an, der osmotische Wert des Zellsaftes setze sich mit dem Dampfdruck der Luft ins Gleichgewicht, so muß die Schrumpfung schon bei einer Luftfeuchtigkeit von 85% eine ziemlich weitgehende sein. Einer Luftfeuchtigkeit von diesem Prozentsatz entspricht nämlich der Dampfdruck einer gesättigten Rohrzuckerlösung, und man darf wohl annehmen, daß die im Zellsaft gelösten Substanzen zum großen Teil Saccharide sind[1]). Ausgesprochen hygroskopische Substanzen scheinen im Pollen von *Lythrum* nicht vorzukommen, sonst würde er nicht so rasch an der Luft schrumpfen. Der Quellungsdruck des Protoplasmas ist nach Walter (1923, 209) nicht gesondert in Rechnung zu setzen, sondern muß mit dem osmotischen Druck des Zellsaftes im Gleichgewicht stehen[2]). Bei einer Luftfeuchtigkeit von 40—60%, wie sie bei trockenem Wetter herrscht, darf man sicher annehmen, daß eine maximale Schrumpfung des Pollens eintritt, die so weit geht, bis die dünnen Streifen der Exine vollständig eingefaltet sind und die verdickten Streifen eine Gleichgewichtslage erreicht haben, die keine weitere Deformation zuläßt. Dieses Stadium tritt ein, wenn sich die sechs Falten vollständig geschlossen haben. Eine vollständige Schrumpfung wird am besten dadurch erreicht, daß man den Pollen nach dem Verlassen der Anthere auf einem Objektträger ausbreitet und im Zimmer möglichst an der Sonne eintrocknen läßt, bevor man ihn in Canadabalsam einbettet. Pohl (1937, 155, 156) hat sehr wertvolle Untersuchungen über den Wassergehalt des Pollens bei verschiedener Luftfeuchtigkeit durchgeführt. Diese betreffen allerdings vorwiegend windblütige Pflanzen, doch dürfen wir wohl annehmen, daß sie auch für andere Arten gültig sind. Bei *Alnus glutinosa* konnte Pohl durch Wägung zeigen, daß der Wassergehalt beim Liegen an der Sonne fast ebenso stark abnimmt, wie im Exsikkator über 90%iger Schwefelsäure. Gestützt auf diese prinzipiell wichtige Tatsache kann man die Methode der Einbettung in Canadabalsam, nach Austrocknung des Pollens im Zimmer an der Sonne, als durchaus brauchbar bezeichnen. Es muß bei der Herstellung der Präparate jedoch darauf geachtet werden, daß die Pollenkörner durch den Druck des Deckglases keine Ausquetschung, d. h. Verbreiterung erfahren. Ein Druck darf daher nicht auf das Deckglas ausgeübt werden. Um genau vergleichbare Resultate zu erhalten, ist die Ermittlung des größten und kleinsten Durchmessers der ellipsoidischen Pollenkörner wünschenswert (bei den Messungen, die in der Arbeit von 1927 erwähnt sind, wurde nur die Pollenlänge bestimmt).

Zum Beweis der Brauchbarkeit der Canadabalsam-Methode wurden Kontrollmessungen nach einem Zeitraum von $^1/_2$ und $1^1/_2$ Jahren durchgeführt. Die erste Messung fand meist kurz nach der Einbettung statt, in einer Reihe von Fällen ein halbes Jahr nachher. Wie die Tabellen 1 und 2 zeigen, liegen die Differenzen zwischen 1. und 2. Messung, mit einer einzigen Ausnahme, im Bereich des dreifachen mittleren Fehlers dieser Differenzen; häufig ist die Differenz nicht größer als ihr mittlerer Fehler (s. letzte Kolonne der Tabellen 1 und 2). Es hat also im Laufe von $^1/_2$—$1^1/_2$ Jahren keine feststellbare Volumabnahme der Pollenkörner in Canadabalsam stattgefunden.

1) Bei *Corylus Avellana* wurde z. B. außer 15% Rohrzucker kein anderes Saccharid gefunden.

2) Vgl. auch Renner, Planta, 1932, **18**, 273.

Tabelle I.

Kontrollmessungen.

Länge der Pollenkörner in Canadabalsam. 1 T.Str. = 2,53 μ.

I. Messung $^1/_2$ Jahr nach der Einbettung.

II. Messung $1^1/_2$ Jahr nach der Einbettung.

Pfl.	Mess.	n	Klassengrenzen 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23	Mittelwert	Differenz	Diff./$m_{Diff.}$
M_5 lg	I	100	— — — — — — — — 2 7 33 43 14 1	20,13 ± 0,091		
	II	100	— — — — — — — — — 5 37 53 5 —	20,08 ± 0,073	0,05 ± 0,117	0,43
M_6 lg	I	100	— — — — — — 13 29 24 15 14 5 — —	17,53 ± 0,14		
	II	100	— — — — — 1 17 31 26 12 8 5 — —	17,25 ± 0,138	0,28 ± 0,197	1,42
M_3 mi	I	100	— — — — — 5 25 56 13 1 — — — —	16,3 ± 0,076		
	II	100	— — — — — 2 31 53 14 — — — — —	16,29 ± 0,07	0,01 ± 0,103	0,097
M_5 kz	I	100	— 1 5 22 47 25 — — — — — — — —	13,4 ± 0,087		
	II	100	— — 1 15 57 27 — — — — — — — —	13,6 ± 0,067	0,2 ± 0,11	1,82

I. Messung 1—2 Wochen nach der Einbettung.

II. Messung $^1/_2$ Jahr nach der Einbettung.

Pfl.	Mess.	n	Klassengrenzen 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22	Mittelwert	Differenz	Diff./$m_{Diff.}$
K_1 lg	I	100	— — — — — — — — 2 27 28 36 7 —	19,69 ± 0,098		
	II	100	— — — — — — — 2 7 26 28 33 4 —	19,45 ± 0,11	0,24 ± 0,147	1,63
M_3 lg	I	100	— — — — — — — — 8 45 37 10 — —	18,99 ± 0,08		
	II	100	— — — — — — — — 4 47 46 3 — —	18,98 ± 0,062	0,01 ± 0,101	0,099
M_2 lg	I	100	— — — — — — — 6 14 58 20 2 — —	18,48 ± 0,081		
	II	100	— — — — — — — 1 24 50 25 — — —	18,49 ± 0,073	0,01 ± 0,109	0,092
M_5 mi	I	100	— — — — 1 15 48 31 5 — — — — —	15,74 ± 0,08		
	II	100	— — — 1 1 12 43 35 8 — — — — —	15,84 ± 0,09	0,1 ± 0,12	0,83
$L_{1/3}$ mi	I	100	— — — — 17 42 34 7 — — — — — —	14,81 ± 0,084		
	II	100	— — — 1 23 36 38 2 — — — — — —	14,67 ± 0,084	0,14 ± 0,119	1,18
M_2 mi	I	100	— — 4 7 28 34 22 5 — — — — — —	14,28 ± 0,116		
	II	100	— — — 10 27 27 34 2 — — — — — —	14,41 ± 0,104	0,13 ± 0,154	0,84
K_1 mi	I	100	— — 7 40 48 5 — — — — — — — —	13,01 ± 0,07		
	II	100	— 1 4 35 53 7 — — — — — — — —	13,11 ± 0,072	0,1 ± 0,10	1,0
M_3 kz	I	100	— 1 11 56 29 3 — — — — — — — —	12,72 ± 0,071		
	II	100	— 1 9 51 38 1 — — — — — — — —	12,79 ± 0,069	0,07 ± 0,099	0,71
M_3 kz	I	100	— 3 28 46 22 1 — — — — — — — —	12,4 ± 0,081		
	II	100	— — 22 61 17 — — — — — — — — —	12,45 ± 0,062	0,05 ± 0,102	0,49
L_2 kz	I	100	— 6 62 31 1 — — — — — — — — —	11,77 ± 0,058		
	II	100	— 13 61 24 2 — — — — — — — — —	11,65 ± 0,065	0,12 ± 0,087	1,38
M_2 kz	I	100	1 19 53 25 2 — — — — — — — — —	11,58 ± 0,074		
	II	100	1 19 63 17 — — — — — — — — — —	11,46 ± 0,063	0,12 ± 0.097	1,24

Tabelle 2.

Kontrollmessungen.

Breite (Querdurchmesser) der Pollenkörner in Canadabalsam. 1 T.Str. = 2,53 μ.

I. Messung $^1/_2$ Jahr nach der Einbettung.

II. Messung $1^1/_2$ Jahr nach der Einbettung.

Pfl.	Mess.	n	Klassengrenzen 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14	Mittelwert	Differenz	Diff./$m_{Diff.}$
$M_{5}lg$	I	100	— — — — — — 16 28 39 15 2	11,09 ± 0,099		
	II	100	— — — — — — 6 33 47 13 1	11,2 ± 0,081	0,11 ± 0,128	0,86
$M_{6}lg$	I	100	— — — — 2 14 44 35 5 — —	9,77 ± 0,083		
	II	100	— — — — 1 24 50 23 1 1 —	9,52 ± 0,08	0,25 ± 0,115	2,18
$M_{3}mi$	I	100	— — — 2 20 43 29 6 — — —	8,67 ± 0,088		
	II	100	— — — 4 21 47 25 3 — — —	8,52 ± 0,086	0,15 ± 0,123	1,22
$M_{5}kz$	I	100	— 2 20 57 21 — — — — — —	6,47 ± 0,07		
	II	100	— 1 17 63 19 — — — — — —	6,5 ± 0,063	0,03 ± 0,094	0,32

I. Messung 1—2 Wochen nach der Einbettung.

II. Messung $^1/_2$ Jahr nach der Einbettung.

Pfl.	Mess.	n	Klassengrenzen 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14	Mittelwert	Differenz	Diff./$m_{Diff.}$
$K_{1}lg$	I	100	— — — — 1 2 15 36 36 6 4	10,88 ± 0,107		
	II	100	— — — — — 8 15 21 42 13 1	10,9 ± 0,116	0,02 ± 0,158	0,12
$M_{3}lg$	I	100	— — — — 1 8 27 40 21 3 —	10,31 ± 0,1		
	II	100	— — — — — 6 41 43 10 — —	10,07 ± 0,076	0,24 ± 0,126	1,9
$M_{2}lg$	I	100	— — — — — 2 25 46 23 4 —	10,52 ± 0,085		
	II	100	— — — — — 3 29 51 16 1 —	10,33 ± 0,076	0,19 ± 0,114	1,67
$M_{5}mi$	I	100	— — — 5 36 51 8 — — — —	8,12 ± 0,074		
	II	100	— — — 8 25 52 12 3 — — —	8,27 ± 0,087	0,15 ± 0,114	1,32
$L_{1/2}mi$	I	100	— — 6 45 33 16 — — — — —	7,09 ± 0,085		
	II	100	— — 6 43 47 4 — — — — —	6,99 ± 0,067	0,1 ± 0,108	0,93
$M_{2}mi$	I	100	— — 3 33 48 16 — — — — —	7,27 ± 0,075		
	II	100	— — 6 35 47 11 1 — — — —	7,16 ± 0,079	0,11 ± 0,109	1,01
$K_{1}mi$	I	100	— 5 16 50 28 1 — — — — —	6,54 ± 0,082		
	II	100	— 1 23 60 16 — — — — — —	6,41 ± 0,065	0,13 ± 0,104	1,25
$M_{3}kz$	I	100	— 4 35 49 12 — — — — — —	6,19 ± 0,074		
	II	100	— — 20 57 22 1 — — — — —	6,54 ± 0,068	0,35 ± 0,1	3,5
$M_{3}kz$	I	100	— 14 33 42 11 — — — — — —	6,00 ± 0,087		
	II	100	— 6 33 51 10 — — — — — —	6,15 ± 0,074	0,15 ± 0,115	1,3
$L_{2}kz$	I	100	3 22 53 19 3 — — — — — —	5,47 ± 0,08		
	II	100	— 12 62 26 — — — — — — —	5,64 ± 0,06	0,17 ± 0,1	1,7
$M_{2}kz$	I	100	— 8 57 33 2 — — — — — —	5,79 ± 0,064		
	II	100	— 22 51 27 — — — — — — —	5,55 ± 0,71	0,24 ± 0,095	2,52

Tabelle 3.

Korrelation von Pollenlänge und Pollenbreite, Längen-Breiten-Quotient und mittlerer Fehler des Quotienten[1]).

Pflanze	Pollenlänge 1 T.Str. = 2,53 μ	Pollenbreite 1 T.Str. = 2,53 μ	Korrelationskoeffizient	Quotient mit mittl. Fehler
M_5	20,08 ± 0,072	11,20 ± 0,081	0,49	1,79 ± 0,011
K_1	19,45 ± 0,11	10,90 ± 0,116	0,62	1,78 ± 0,015
M_3	18,98 ± 0,062	10,07 ± 0,076	0,45	1,88 ± 0,013
M_2	18,49 ± 0,073	10,33 ± 0,076	0,34	1,79 ± 0,013
M_6	17,25 ± 0,138	9,52 ± 0,080	0,52	1,81 ± 0,0145
M_3	16,29 ± 0,070	8,52 ± 0,086	0,44	1,91 ± 0,0175
M_5	15,84 ± 0,089	8,27 ± 0,087	0,57	1,92 ± 0,017
$L_1/_3$	14,67 ± 0,084	6,99 ± 0,067	0,44	2,10 ± 0,018
M_2	14,41 ± 0,104	7,16 ± 0,079	0,61	2,02 ± 0,017
M_5	13,60 ± 0,067	6,50 ± 0,063	0,33	2,09 ± 0,020
K_1	13,11 ± 0,072	6,41 + 0,065	0,51	2,04 ± 0,018
M_3	12,79 ± 0,069	6,54 ± 0,068	0,40	1,96 ± 0,0175
M_2	12,52 ± 0,081	6,05 ± 0,088	0,54	2,07 ± 0,026
M_3	12,45 ± 0,062	6,15 ± 0,074	0,43	2,02 ± 0,022
M_2	12,31 ± 0,074	5,61 ± 0,069	0,27	2,20 ± 0,027
„	12,00 ± 0,075	5,47 ± 0,074	0,36	2,20 ± 0,028
„	11,90 ± 0,066	5,50 ± 0,071	0,21	2,16 ± 0,028
„	11,65 ± 0,065	5,64 ± 0,060	0,41	2,06 ± 0,020
„	11,46 ± 0,063	5,55 ± 0,070	0,32	2,06 ± 0,025

Es war anzunehmen, daß zwischen größtem und kleinstem Durchmesser der Pollenkörner eine positive Korrelation besteht, was sich durch Bestimmung der Korrelation bei einer Anzahl von Messungen auch bestätigt hat (Tabelle 3). Der Korrelationskoeffizient bewegt sich zwischen 0,2 und 0,6. Bei Einführung einer größeren Zahl von Klassengrenzen würde sich wahrscheinlich eine noch deutlichere Korrelation ergeben. Außer den Mittelwerten von Pollenlänge und -breite mit ihren mittleren Fehlern wurde auch der Längen-Breiten-Quotient bestimmt. Der Quotient ist bei den verschiedenen Pollengrößen von *Lythrum* nicht überall der gleiche. Der kleinste Pollen hat den größten Quotienten, der größte den kleinsten. Beim kz-Pollen liegt der Quotient fast immer oberhalb von 2,0, beim mi-Pollen ist er in der Regel etwas kleiner, beim lg-Pollen findet man Werte um 1,8 herum. Quotienten unter 1,7 deuten darauf hin, daß die Pollenkörner unregelmäßig sind oder daß sie bei der Einbettung eine Quetschung erfahren haben und zu breit geworden sind. Ein Vergleich zwischen zwei Pollengrößen ist nur dann statthaft, wenn die Quotienten innerhalb ihrer Fehlergrenzen miteinander übereinstimmen. Die größere relative Breite der lg-Pollenkörner ist möglicherweise durch deren reichlicheren Inhalt bedingt. — Sehr unregelmäßige Pollenkörner wurden nicht gemessen.

Die Messungen und Berechnungen wurden nach den folgenden Methoden durchgeführt: mit Hilfe eines Zeichnungsapparates wurden die größten und kleinsten Durchmesser der Pollenkörner gezeichnet und dann mit einem Millimetermaßstab

1) Betrifft die Kontrollmessungen (II. Messung) von Tabelle 1 und 2 und einige Werte von Tabelle 10.

auf dem Papier gemessen[1]). Hierbei ist streng auf immer genau gleiche Einstellung des Zeichenokulares (45°) zu achten. Die Berechnung der mittleren Fehler der Mittelwerte geschah nach den bekannten Formeln[2]):

$$\sigma = \pm\sqrt{\frac{\Sigma pa^2}{n} - b^2} \quad \text{und} \quad m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}.$$

Der Korrelationskoeffizient wurde berechnet aus: $r = \dfrac{\Sigma p a_x a_y - n b_x b_y}{n\,\sigma_x\,\sigma_y}$.

Der mittlere Fehler des Quotienten ergibt sich aus der Formel[3]):

$$m_{L/B} \sim \frac{\sqrt{B^2 m_L^2 + L^2 m_B^2 - 2\,BL\,m_L m_B \cdot r}}{B^2}$$

wobei L und B die Mittelwerte von Länge und Breite sind, m_L und m_B ihre mittleren Fehler, r ihr Korrelationskoeffizient. Die Korrelationskoeffizienten und dementsprechend auch die mittleren Fehler der Quotienten wurden nur bei einer beschränkten Zahl von Pollenproben berechnet (Tab. 3). Man darf aber wohl annehmen, daß sich die Quotientenfehler ziemlich allgemein zwischen etwa 0,015 und 0,03 bewegen. Wenn zwei Quotienten um 0,05—0,1 Einheiten voneinander differieren, so kann man sie (weil die Differenz kleiner ist als ihr dreifacher mittlerer Fehler) noch als gleich bezeichnen. Es ist auch immer zu beachten, daß die größeren Pollentypen einen kleineren Quotienten haben als die kleineren Pollentypen. — Die Pollenbreiten sind auf den Tabellen 2, 3 und 11 angegeben; auf den Tabellen 10 und 12 wurden sie aus Gründen der Raumersparnis weggelassen; man kann sie aber ohne weiteres aus dem Mittelwert der Pollenlänge und dem Quotienten berechnen.

Im ganzen wurden 102 Pollenproben (Länge und Breite) gemessen, meistens je 100 Pollenkörner einer Probe. Auf Tabelle 10 und 12 findet man alle Werte zusammengestellt; Tab. 1, 2, 3 und 11 bringen Kontrollmessungen und Wiederholungen unter anderem Gesichtspunkt.

III. Stempel- und Staubblattlängen.

Die Veränderlichkeit der Filament- und Griffellängen bei Heterostylen ist schon häufig beschrieben worden. Einerseits sind es Erbfaktoren, welche diese Abweichungen hervorrufen: Correns (1923, 628) nimmt bei *Veronica gentianoides*, Laibach (1929, 590) bei *Linum austriacum* polymere Faktoren für die Vererbung der Griffellänge innerhalb einer und derselben Form (Lang- oder Kurzgriffel) an; De Winton und Haldane (1933, 21) finden, daß bei *Primula sinensis* ein besonderer Faktor sowohl bei Lang- wie bei Kurzgriffeln eine Griffelverkürzung bewirkt. Anderseits kann, im Rahmen einer bestimmten genetischen Konstitution, das Kurzbleiben oder die Verlängerung der

1) Vgl. G. Just, Praktische Übungen zur Vererbungslehre. 2. Aufl., I. Teil. Berlin 1935, S. 8.

2) loc. cit., S. 22, 51, 64.

3) Die Mitteilung der Formel verdanke ich den Herren Prof. Dr. G. Polya, E.T.H., Zürich, und H. Koch, Statistiker der EMPA, St. Gallen.

Griffel durch Wachstums- und Ernährungseinflüsse zustande kommen. Correns (1923, 613) teilt für *Veronica gentianoides* mit, daß schwächere Triebe kürzere Griffel bilden als stärkere, und daß auch die Stellung innerhalb der Blütentraube von Bedeutung ist. Bei *Primula*-Arten und anderen Heterostylen weiß man schon lange, daß die Langgriffelblüten am Anfang und am Ende der Blütezeit kurzgebliebene Griffel zeigen können (vgl. von Ubisch, 1925, 322ff.; Tschermak, 1935, 166). Bei *Fagopyrum esculentum* z. B. bleiben bei Langgriffelblüten die Griffel häufig so kurz, daß der Eindruck von homostylen Blüten entsteht; die Zahl der Epidermiszellen dieser Griffel ist aber die gleiche wie bei den normalen Langgriffelblüten. Es liegt nun nahe, den Schluß zu ziehen, daß die verkürzten Griffel dadurch entstanden sind, daß infolge ungünstiger Ernährungsbedingungen eine vollständige Streckung ausgeblieben ist. Vielleicht ließe sich auch bei anderen Heterostylen eine entsprechende Erklärung für die Entstehung verkürzter Griffel finden. — Es liegen aber auch Angaben vor, daß die Griffel nach Beginn der Anthese noch weiterwachsen können; so die Beobachtungen von Correns (1923, 612) bei *Veronica gentianoides* und von Ernst (1925, 630) bei *Primula longiflora*. Auch durch den Einfluß von Pilzen kann bei *Primula*-Arten ein Weiterwachsen der Griffel bewirkt werden (Schmucker und Griffel, 1936, 405—407). Vielleicht haben wir es hier mit Wuchsstoffen zu tun, die der Pilz an die Wirtszellen abgibt. Filamentverkürzung unter Einwirkung von Pilzen hat von Ubisch (1935) bei *Oxalis stricta* beschrieben.

Tabelle 4.

Griffellängen (Griffel + Narbenkopf) in mm.

Pflanze	Anzahl untersuchter Blüten n	Variationsbreite der Griffellänge
L_1	96	7,0—10,1
M_1	71	3,6— 5,4
M_2	88	5,2— 6,9
K_1	105	1,1— 2,1

Wie schon erwähnt, sind sowohl Griffel- wie Filamentlängen auch bei *Lythrum Salicaria* starken Schwankungen unterworfen (Tischler, 1918a, 465; Bodmer, 1927, 313—317). Auf Tab. 4 werden die Variationsbreiten der Griffellängen bei mehreren verschiedenen Pflanzen dargestellt; Tab. 5 und 6 bringen dagegen die Stempel- und Staubblattlängen bei einer Anzahl Blüten einzelner Individuen. Die Pflanze $L_2/_3$ (ein Nachkomme des selbstbestäubten Mittelgriffels M_3) ist dadurch bemerkenswert, daß sie 1937 zahlreiche Blüten mit verkürzten Griffeln

Tabelle 5.

Variabilität der Stempel- und Staubblattlängen bei gleichzeitig blühenden Blüten eines Langgriffels (alle Staubblätter von Stempelbasis an gemessen bis Antherenmitte, Längen in mm).

Pflanze $L_{2/3}$	Stempellänge	Griffellänge	Fruchtknotenlänge	Abstand Narbe — längste mi-Staubbl.	mi-Staubblätter	kz-Staubblätter
8. 7. 37	7,3	5,9	1,4	— 0,6	7,0—7,9	4,1—4,7
„	7,4	5,9	1,5	— 0,1	7,0—7,5	3,9—5,0
„	7,5	5,8	1,7	0,0	7,3—7,5	4,1—4,7
„	7,7	6,0	1,7	— 0,4	7,3—8,1	3,4—4,8
„	7,8	6,2	1,6	— 0,3	7,2—8,1	4,1—5,1
„	7,8	6,0	1,7	0,0	7,2—7,8	3,8—4,8
„	9,7	7,9	1,8	+ 1,5	7,2—8,2	4,5—5,3
„	10,0	8,0	2,0	+ 1,2	7,8—8,8	4,1—5,3

Tabelle 6.

Variabilität der Stempel- und Staubblattlängen bei verschiedenen Blüten eines Mittelgriffels (alle Staubblätter von Stempelbasis bis Antherenmitte, Längen in mm).

Pflanze M_3	Stempellänge	lg-Staubblätter	kz-Staubblätter	Abstand Narbe — lg-Staubblätter (kürzeste)	Abstand Narbe — kz-Staubblätter (längste)
16. 7. 35	4,9	7,4— 8,5	3,9—4,6	2,5	0,3
12. 9. 37	5,6	8,4— 9,3	4,0—4,7	2,8	0,9
25. 7. 37	5,8	8,4— 8,9	3,3—4,0	2,6	1,8
28. 6. 36	6,0	8,8—10,5	4,2—5,2	2,8	0,8
30. 6. 36	6,2	9,4— 9,6	3,3—3,9	3,2	2,3
21. 7. 37	6,3	8,6— 9,8	4,1—4,5	2,3	1,8
28. 6. 37	6,5	8,8— 9,6	3,5—4,2	2,3	2,3
28. 6. 37	6,5	9,5— 9,9	3,5—4,1	3,0	2,4
19. 6. 37	6,5	9,9—11,3	4,0—5,2	3,4	1,3
18. 6. 37	6,6	9,5—10,1	4,0—5,0	2,9	1,6
„	6,7	9,9—10,2	4,2—4,9	3,2	1,8
„	6,7	10,4—10,6	4,0—5,1	3,7	1,6
„	6,7	9,7— 9,9	4,2—4,9	3,0	1,8
„	6,8	10,2—10,4	4,8—4,9	3,4	1,9
„	6,8	9,8—10,4	4,4—4,8	3,0	2,0
„	7,0	9,3—10,5	4,1—5,1	2,3	1,9
„	7,0	9,6—10,5	4,2—4,9	2,6	2,1
16. 6. 37	7,1	10,0—10,4	4,2—4,7	2,9	2,4
16. 6. 37	7,1	10,2—10,8	4,3—4,9	3,1	2,2
18. 6. 37	7,2	10,2—10,9	4,0—4,9	3,0	2,3
26. 6. 37	7,2	10,1—11,3	3,6—5,0	2,9	2,2
26. 6. 37	7,2	9,2—10,3	3,6—4,6	2,0	2,6
18. 6. 37	7,3	9,8—11,3	4,0—5,2	2,5	2,1
Extreme Werte	Min. 4,9 Max. 7,3	Min. 7,4 Max. 11,3	Min. 3,3 Max. 5,2	Min. 2,0 Max. 3,7	Min. 0,3 Max. 2,6

hervorbrachte. Bei diesen ragte der Griffel schon etwa 2 Tage vor der Blütenöffnung aus der Knospe heraus; wahrscheinlich wurde dadurch eine vollständige Streckung verhindert. Bei anderen gleichzeitig sich öffnenden Blüten hatte dagegen eine normale Streckung stattgefunden[1]). Es kamen auf diese Weise Unterschiede in der Stempellänge von 2,7 mm bei gleichzeitig blühenden Blüten zustande; ein Teil war pseudohomostyl, andere waren normal langgrifflig. Beim Mittelgriffel M_3 traten Griffelverkürzungen vorwiegend in der zweiten Hälfte der Blütezeit auf, wobei auch hier pseudohomostyle (subheterostyle) Blüten gebildet wurden. Es ist von Interesse, daß die Verkürzung der Griffel nicht gleichzeitig von einer entsprechenden Verkürzung aller Filamente begleitet wird; meistens bleiben die langen Staubblätter in ihrem Wachstum stärker zurück als die kurzen, wodurch eine Annäherung der Narbenkuppe an die Antheren der kurzen Staubblätter in Erscheinung tritt. — Die in den Tabellen 5 und 6 gegebenen Beispiele könnten durch weitere beliebig vermehrt werden[2]). Ernst (1938a) hat neuerdings bei Bastarden von *Primula* (*hortensis* × *viscosa*) ebenfalls eine Modifikationsbreite von mehreren Millimetern für die Stempellängen und den Abstand der Staubbeutel von der Stempelbasis gefunden.

Außer den Längendifferenzen der ganzen Staubblattkreise sind die Längenunterschiede innerhalb eines und desselben Staubblattkreises hervorzuheben. Bekanntlich sind die oberen Staubblätter jedes Kreises die kürzesten, die unteren die längsten, wobei die Unterschiede etwa 1—$1^1/_2$ mm betragen. Diese Differenzen werden durch die Schwerkraft verursacht (Bodmer, 1927, 316), wie durch Umkehrversuche gezeigt werden kann. Wenn man die Infloreszenzspitzen herunterbiegt, so verhalten sich nach etwa 10 Tagen die Filamentlängen der neugeöffneten Blüten verglichen mit normal-orientierten Blüten gerade umgekehrt: die morphologisch (in bezug auf die Blütenachse) unteren Filamente sind jetzt die kürzesten, weil sie in bezug auf die Schwerkraft auf die Oberseite zu liegen kommen. An der Umbiegungsstelle der Infloreszenzachse kann man hie und da Blüten finden, die aufrecht stehen, aktinomorph gebaut sind und dementsprechend in jedem Kreis Filamente von gleicher Länge ausgebildet haben. — Die Umkehrversuche wurden vorgenommen, weil ich vermutete, daß die verschieden

1) Die Anthese dauert bei *Lythrum Salicaria* in der Regel nur einen Tag. Die Blüten wurden jeweils kurz nach dem Aufblühen untersucht. Eine nachträgliche Griffelverlängerung wurde nicht beobachtet.

2) Eine vollständigere Darstellung des Problems von Griffel- und Staubblattlänge liegt nicht im Rahmen des Themas dieses Aufsatzes.

langen Staubblätter innerhalb eines Kreises auch verschieden großen Pollen ausbilden könnten. Da dies nicht der Fall zu sein scheint (Tab. 10), sollen die Umkehrversuche hier im einzelnen nicht beschrieben werden. — Die Längendifferenz von 1—$1^1/_2$ mm genügt offenbar nicht, um einen Unterschied in der Pollengröße entstehen zu lassen (oder mit der angegebenen Methode zu messen!).

Tabelle 7.

Übersicht über die Stellungs- und Längenverhältnisse der mittleren Staubblätter in Mittelgriffelblüten. Anzahl der Blüten mit mittleren Staubblättern. Angabe, ob die mi Staubblätter kürzer, gleichlang oder länger sind als der Stempel (alles von der Stempelbasis an gemessen).

Pflanze	mi statt kz			mi statt lg			mi statt lg+kz*			akzessorisch**			total
	kürzer	gleich	länger	kürzer	gleich	länger	kürzer	gleich	länger	kürzer	gleich	länger	
M_1	1	3	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	6
M_2	6	10	-	5	3	1	—	—	—	2	1	—	28
M_3	3	2	—	—	—	1	5	1	3	—	—	—	15
M_4	2	—	—	1	—	—	1	—	—	—	3	—	7
M_5	7	—	1	1	—	—	2	—	—	—	—	—	11
M_6	2	—	—	—	—	—	—	-	—	—	-	-	2
M_7	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
$M_{2/2}$	2	—	2	—	—	2	—	—	—	—	—	—	6
	24	15	3	7	4	4	9	1	3	2	4	—	76

* Mit Ausnahme von M_5 handelt es sich hier immer um Doppelstaubblätter mit 2 Antheren auf gleicher Höhe.

** In der Wandung des Achsenbechers inseriert.

Wie schon einleitend gesagt wurde, kommen bei Mittelgriffeln einzelne Blüten vor, bei denen Übergangsbildungen zwischen lg- und kz-Staubblättern vorhanden sind (vgl. Bodmer, 1927, 310; Schoute, 1932, 207, Fig. 15 u. 16; Schoch-Bodmer, 1937a, 70/71), die besondere Beachtung ihrer Pollengröße beanspruchen. Wir haben hier also Mittelgriffelpflanzen, die mehr als zwei Typen von Staubblattlängen und Pollengrößen hervorzubringen vermögen. Für die bei M_5 gefundenen Blüten mit mi-Staubblättern wurden die Längenverhältnisse der Stempel und Staubblätter in Fig. 3 zusammengestellt: es ergibt sich dabei eine fast kontinuierliche Serie von Filamentlängen von kz über mi zu lg. In solchen Mittelgriffelblüten kommen bisweilen auch zwei mi-Stamina vor. Es konnten bis jetzt folgende Blütentypen unterschieden werden:

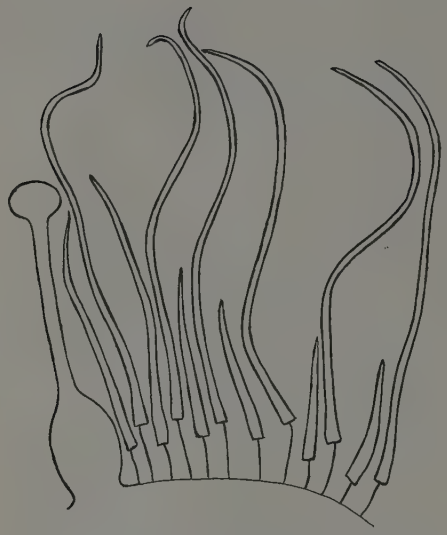


Fig. 1. Mittelgriffelblüte mit zwei mittleren Staubblättern bei M_2 (Kamerazeichnung, Vergrößerung ca. 6×).

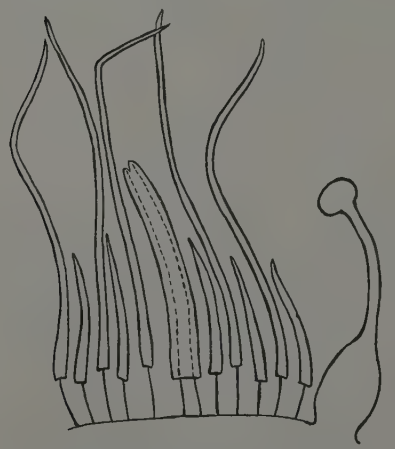


Fig. 2. Mittelgriffelblüte mit einem mittleren Doppelstaubblatt bei M_3 (Kamerazeichnung, Vergrößerung ca. 6×).

a) 1 lg Staubblatt ist durch 1 mi[1]) ersetzt,
b) 1 kz Staubblatt ist durch 1 mi ersetzt,
c) 2 kz Staubblätter sind durch 2 mi ersetzt (Fig. 1),
d) 1 lg und 1 kz Staubblatt sind je durch 1 mi ersetzt,
e) 1 lg und 1 kz Staubblatt sind durch ein Doppelstaubblatt mit 2 Nerven und 2 Antheren ersetzt (Fig. 2),
f) das mi Staubblatt ist überzählig, d. h. es steht auf einem akzessorischen Nerven.

Beispiele für die Typen a), e) und f) sind schon 1927 beschrieben worden, und später hat auch Schoute (1932, 203ff.) auf das Vorkommen von akzessorischen mi Stamina hingewiesen. Ersatz von kz durch mi Staubblätter wurde vorwiegend bei kräftigen Pflanzen, Ersatz von lg durch mi Stamina eher bei schwächeren Pflanzen beobachtet; letzteres trifft auch für die durch Verwachsung entstandenen Doppelstaubblätter zu. Die Stellung der mi Stamina innerhalb der Blüte ist nicht an eine bestimmte Symmetrie-

1) Der Kürze halber werden alle Übergangsbildungen zwischen lg und kz Stamina als mi bezeichnet.

achse gebunden. Dies geht aus Tab. 8 hervor, in welcher alle Blüten angeführt sind, bei denen zwei mi Stamina vorkommen. Auch die einzeln auftretenden mi Staubblätter können die verschiedensten Stellungen einnehmen, sie sind also nicht irgendwie durch die Schwerkraft beeinflußt. Auf Tab. 8 wurden die kürzesten Staubblätter des kz Staubblattkreises, also die median oberen, stets an den Anfang der Zahlenreihen gesetzt. Auch die Tab. 12 zeigt, daß die Stellung der mi Stamina in bezug auf die Blütenmediane eine sehr unregelmäßige ist. Die Zahlenwerte für die mi Stamina lassen auf beiden Tabellen deutlich erkennen, daß wir hier größtenteils Übergangsbildungen zwischen kz Staubblättern und solchen von Stempellänge, d. h. mittleren im eigentlichen Sinne vor uns haben. Bei den Pflanzen M_2, $M_{2/2}$, M_5 und M_6 (Tab. 8) sind die mi an die Stelle von kz getreten, bei M_4 stehen in

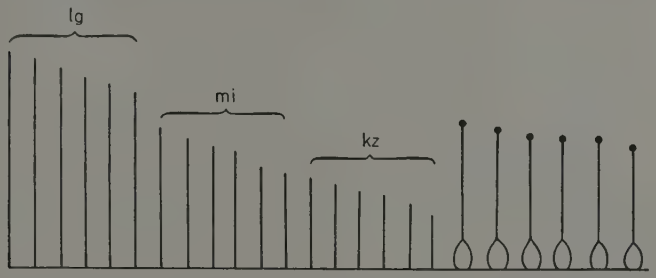


Fig. 3. Alle in 6 Mittelgriffelblüten von M_5 vorkommenden Staubblatt- und Stempellängen, der Größe nach geordnet (Vergrößerung ca. 2,5×).

einem Falle ein Doppelstaubblatt von mi Länge und ein einfaches mi (an Stelle von kz) nebeneinander, bei zwei anderen Blüten von M_4 und bei M_3 sind je zwei nebeneinanderstehende kz und lg Staubblätter durch mi ersetzt. Bei einer der M_2 Blüten hat außerdem zweimal eine Vertauschung von lg und kz Staubblättern stattgefunden; es ist in dieser Blüte ein lg zuviel und ein kz zuwenig vorhanden. — Bei anderen, auf den Tabellen nicht erwähnten Blüten, wurde auch Ersatz von 1 kz durch 1 lg Staubblatt notiert: (pentamere) Blüte bei Pflanze M_1 mit 6 lg, 1 mi und 3 kz, und bei M_2 mit 7 lg und 5 kz. Es besteht also auch die Möglichkeit, daß kurze Stamina durch lange vertreten werden. Bei einem Langgriffel wurden ebenfalls Übergänge zwischen kz und normalen mi Staubblättern beobachtet, was schon früher durch Schoute (1932, S. 213, Fig. 33) beschrieben worden ist. Es hat aber m. W. noch nie jemand Langgriffelblüten mit lg Staubblättern ge-

sehen, wie eigentlich ebenfalls hie und da zu erwarten wäre. Dagegen wurde einmal bei einem Kurzgriffel ein kz Staubblatt an Stelle eines normalen mi gefunden. Die größere Labilität der Mittelgriffel gegenüber den beiden anderen Formen kann vorläufig noch nicht erklärt werden.

Tabelle 8.

Mittelgriffelblüten mit zwei mittleren Staubblättern. Stempel- und Staubblattlängen in Millimetern (Messung mit Obj. 1 und Okularmikrometer 6×). Stellungsverhältnisse der mittleren Staubblätter.

Pflanze	Datum	Stempel	Staubblätter (von Stempelbasis bis Antherenmitte)											
M_2	21. 8. 34	8,0	*3,0	11,5	3,5	12,0	**7,8**	12,5	**8,0**	12,5	4,0	12,0	3,5	11,5
M_2	7. 7. 36	8,1	4,2	12,3	4,2	12,3	4,8	12,1	5,6	12,0	**8,2**	12,1	**7,4**	12,2
M_2	7. 7. 36	8,2	3,8	12,2	**7,2**	12,5	12,5	4,3	11,5	11,5	**7,2**	11,5	5,4	12,1
$M_{2/2}$	5. 7. 36	8,5	4,8	13,5	5,4	13,4	**9,1**	13,4	5,3	13,8	5,2	13,0	**8,2**	13,5
M_3	1. 7. 37	6,4	3,4	8,8	3,5	9,1	3,7	9,3	3,8	**6,6**	§ **5,2**	9,2	3,6	8,6
M_4	19. 6. 37	6,9	4,1	9,5	4,2	10,3	5,1	10,0	**6,2**	**6,3****		9,9	5,1	9,6
M_4	19. 6. 37	7,0	4,1	9,1	4,3	**6,3**	§ **5,6**	9,1	4,7	10,0	4,6	9,5	4,1	9,3
M_5	22. 6. 37	8,8	3,8	11,5	4,2	11,9	§ **5,7**	11,9	4,8	12,2	§ **5,4**	12,1	4,5	11,4
M_6	8. 7. 36	8,0	4,2	10,7	4,3	10,8	**7,7**	11,4	5,2	11,6	5,0	11,5	**7,0**	10,7

* Die kürzesten der kz-Staubblätter sind immer an den Anfang der Reihe gestellt.
** Doppelstaubblatt mit 2 Nerven und 2 Antheren, vertritt lg + kz.
§ Können auch als verlängerte kz aufgefaßt werden.

Eine eingehende Untersuchung der Frage, ob die verschiedenen Filament- und Griffellängen bei *Lythrum* durch verschiedene Streckungsintensität zustande kommen, habe ich bis jetzt noch nicht durchgeführt. Nur bei drei Mittelgriffelblüten mit Doppelstaubblättern wurde versucht, zu ermitteln, in welcher Weise sich die drei Filamenttypen voneinander unterscheiden. Wie Tab. 9 zeigt, sind die lg und kz Filamente durch die Zahl der Epidermiszellen auf einer Längsreihe deutlich voneinander verschieden, wobei der Streckungsgrad der lg Filamente etwas stärker ist als der der kz. Die verschiedene Filamentlänge ist also hier einerseits durch einen Unterschied in der Zellenzahl und andererseits durch verschiedenen Streckungsgrad bedingt. Beim Doppelstaubblatt finden wir nun die merkwürdige Tatsache, daß diejenige Hälfte, die dem kz Staubblatt entspricht, genau so viel Zellen aufweist wie ein normales kz Filament, während der dem lg Stamen entsprechende Partner bedeutend weniger Zellen besitzt als ein normales lg Filament. Man hat den Eindruck, daß derjenige Teil des Doppelstaubblattes, der einem kz Stamen entspricht, aus der Anlage eines

normalen kz Staubblattes hervorgegangen sei und durch den Partner auf eine mittlere Länge ausgezogen wurde. Wie die Zellenzahl dieses Partners entsteht, kann jetzt noch nicht mit Sicherheit gesagt werden.

Tabelle 9.

Mittelgriffelblüten mit je einem Doppelstaubblatt (2 Nerven und 2 Antheren). Länge der Staubblätter und Abstand der Filamentnerven an ihrer Basis (mit Okularmikrometer 6× und Obj. 1). Anzahl der Epidermiszellen in einer Längsreihe des ganzen Filamentes.

	lg	kz	lg	mi	kz	lg	kz	lg	kz	lg	kz
1. Staubblattlänge *	153	69	156	**96**	65	153	62	137	64		
Abstand der Filamentnerven *	9	8	9	8	9	8	9	9	8		
Anzahl der Epidermiszellen		55	112	56 68			60	102			
2. Staubblattlänge	168	73	179	**102**	69	179	73	172	71	166	73
Abstand der Filamentnerven	9	11	8	8	8	8	9	9	9	10	9	9
Anzahl der Epidermiszellen				54 72		123	45	117	56		
3. Staubblattlänge	167	74	173	**103**	66	169	57	159	65	174	71
Abstand der Filamentnerven	7	7	8	6	9	9	9	9	10	9	9	8
Anzahl der Epidermiszellen		53	120	57 68	52	117					

* 17 Teilstriche = 1 mm.

Gefäßzahl und Antherengröße sind bei den verschiedenen Staubblattypen sehr variabel, so daß hier nicht weiter auf dieses Problem eingegangen werden kann. Bevor aus der Zahl der Gefäße irgendwelche Schlüsse auf die Ernährung gezogen werden können (Tischler, 1918b, 172), müssen, wie Schoute (1928, 315) mit Recht betont, genaue Angaben über die jeweilige Antherengröße bekannt sein; auch müßte man die Anzahl der Pollenkörner kennen.

IV. Staubblattlänge und Pollengröße.

Der Versorgung mit Wasser und Nährstoffen kommt ohne Zweifel eine große Bedeutung für die Pollenbildung zu, was Tischler (1918b, 189) schon hervorgehoben hat. Die Beziehungen sind aber wohl ziemlich komplizierter Natur; außer der Pollenzahl, der Antherengröße und der

Zahl der Gefäße müßte der Durchmesser des Siebteils der Filamente bestimmt werden. Auch dann wäre es zweifelhaft, ob nicht noch andere Zellen des Filamentes an der Stoffleitung beteiligt sind. Nachdem gezeigt worden ist, daß die Filamentlängen die verschiedensten Werte annehmen können, fragt es sich, ob die Pollengröße in einer gewissen Beziehung zur Staubblattlänge steht. Dies scheint in großen Zügen der Fall zu sein, trifft aber im einzelnen nicht immer zu. Vorerst interessiert einmal die Frage: Muß zwischen zwei Staubblättern ein bestimmter Längenunterschied vorhanden sein, damit auch ein Größenunterschied der Pollenkörner in Erscheinung tritt? Schon im Kapitel III ist kurz erwähnt, daß bei normalen Längenunterschieden von 1—$1^1/_2$ mm innerhalb des kz Staubblattkreises von Mittelgriffeln ein Unterschied der Pollenmittelwerte nicht eindeutig festgestellt werden kann[1]). Für 6 Blüten von M_2 sind auf Tab. 10 die Zahlenwerte für Pollen aus kürzesten und längsten Staubblättern des kz Kreises angegeben; zwei dieser Blüten sind bei normaler Infloreszenzstellung gewonnen, bei den übrigen ist durch Inversion eine vollständige Umkehrung der Blütensymmetrie bewirkt worden, die in der Filamentlänge zum Ausdruck kommt. (In zwei Fällen ist der Längen-Breiten-Quotient des Pollens vielleicht etwas zu klein, der Pollen daher etwas zu kurz und zu breit.) Vergleicht man aber die kz Staubblätter mit den Übergangsformen, so nimmt der Größenunterschied der Pollenkörner mit der Staubblattlänge meistens deutlich zu. Namentlich bei Pflanze M_5 läßt sich ein gewisser Zusammenhang zwischen Staubblattlänge und Pollengröße erkennen (Tab. 12). Die Übergangsbildungen in den Blüten 6 und 7 haben größeren Pollen als die kz Staubblätter (Mischpollen aus allen kz Staubblättern): die Differenz der Mittelwerte ist deutlich größer als ihr dreifacher mittlerer Fehler. Die Staubblätter von ausgesprochen mittlerer Länge in den Blüten 1—5 besitzen wiederum größeren Pollen als 6 und 7. Bei Pflanze M_2 tritt die Beziehung zwischen Staubblattlänge und Pollengröße weniger deutlich hervor; hingegen scheint bei M_6, Blüte 3, eine Beziehung zwischen den beiden mi Filamentlängen und und Pollengrößen zu bestehen. In Blüte 1 von K_1 unterscheiden sich das längste und kürzeste Staubblatt des mi Kreises ein wenig in ihrer Pollengröße; der Unterschied liegt jedoch innerhalb des dreifachen mittleren Fehlers.

Ganz anders wie die übrigen Mittelgriffel verhält sich M_3. Hier sind die Primordien von zwei Staubblättern häufig miteinander ver-

1) Auch bei lg Staubblättern wurde kein Unterschied in der Größe des Pollens aus längsten und kürzesten Staubblättern eines Kreises gefunden.

Tabelle 10.

Länge und Längen-Breiten-Quotient der Pollenkörner aus längsten und kürzesten Staubblättern desselben kz Staubblattkreises.

Pflanze Datum	Staubblatt-länge in mm *	Pollenlänge Mittelwert **	Längen-Breiten-Quotient	Pollenlängen-Differenz I.—II.	Diff./$m_{Diff.}$
M_2 Balkon					
16. 6. 37 Hauptblüte	I. 3,83	12,05 ± 0,067	2,13		
	II. 3,30	11,88 ± 0,076	2,10	0,17 ± 0,101	1,68
30. 7. 37 Endblüte	I. 3,71	12,57 ± 0,062	2,15		
	II. 2,76	12,29 ± 0,057	2,13	0,28 ± 0,084	3,3
M_2 Garten					
16. 6. 37 Inversion	I. 3,65	12,52 ± 0,081	2,07		
	II. 2,65	12,31 ± 0,074	2,20	0,21 ± 0,11	1,9
16. 6. 37 Inversion	I. 3,65	12,17 ± 0,072	2,16		
	II. 2,59	12,21 ± 0,078	2,14	−0,04 ± 0,106	0,38
18. 6. 37 Inversion	I. 4,47	12,18 ± 0,066	2,20		
	II. 3,36	11,44 ± 0,06	2,06	0,74 ± 0,089	8,3
18. 6. 37 Inversion	I. 4,12	11,90 ± 0,066	2,16		
	II. 3,0	12,00 ± 0,075	2,20	−0,1 ± 0,1	1,0

* Staubblattlänge von Stempelbasis an gemessen bis Antherenmitte mit Objektiv 1 und Okularmikrometer 6×.

** Mittelwerte aus je 100 Messungen.

wachsen zu einem Doppelstaubblatt mit zwei Nerven und zwei Antheren. Es wurden auch Fälle von unvollständiger Verwachsung gefunden, bei denen die Filamente im oberen Teile auseinandergehen und wo die eine Anthere grünen, die andere gelben Pollen von normaler Größe gebildet hatte. Mit einer Ausnahme war dagegen bei den vollständig verwachsenen Doppelstaubblättern der Pollen in beiden Antheren gelb; die eine Anthere, die das kz Staubblatt vertritt, hatte viel kleineren Pollen als die andere. Der größere mi Pollen ist aber in allen untersuchten Fällen etwas kleiner als normaler lg Pollen, der kleinere mi Pollen etwas größer als normaler kz Pollen derselben Blüte. Außer den mi Doppelstaubblättern wurde bei M_3 eine Blüte gefunden, bei der zwei mi Staubblätter nebeneinander (ohne Verwachsung) entstanden waren (Blüte 9, Tab. 12). Das einem lg Stamen entsprechende mi ist etwas länger als das dem kz entsprechende mi; der Längenunterschied beträgt nur 1,3 mm; die Pollenkörner differieren aber in ihren Mittelwerten um 7,6 μ (Fig. 7). Die Unterschiede sind ungefähr die gleichen wie in den beiden Antheren der verwachsenen Doppel-

Tabelle 11.

Transgression der Pollenvarianten bei Mittelgriffelblüten mit mehr als zwei Pollengrößen.
Länge, Breite und Längen-Breiten-Quotient des Pollens.
Pollenlängen der Größe nach geordnet. 1 T.Str. = 2,53 μ.

Pflanze M	Staubblattlänge mm	Pollentypus	n	Klassengrenzen Pollenlänge 9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	Längen-Mittelwerte	Breiten-Mittelwerte	Längen-Breiten-Quotient
5	12,1	lg	100	—	—	—	—	—	—	—	—	2	7	33	43	14	1	—	20,13 ± 0,091	11,09 ± 0,099	1,82
2	12,0	lg	100	—	—	—	—	—	—	—	—	4	21	40	30	5	—	—	19,61 ± 0,093	10,95 ± 0,095	1,79
2	12,0	lg	100	—	—	—	—	—	—	—	1	2	19	48	26	4	—	—	19,58 ± 0,088	10,75 ± 0,074	1,82
2	12,4	lg	100	—	—	—	—	—	—	—	—	4	28	44	24	—	—	—	19,38 ± 0,082	10,86 ± 0,086	1,78
5	11,4	lg	81	—	—	—	—	—	—	—	2	9	26	32	11	1	—	—	19,04 ± 0,110	10,90 ± 0,110	1,75
5	11,9	lg	100	—	—	—	—	—	—	—	—	10	40	41	9	—	—	—	18,99 ± 0,079	10,14 ± 0,090	1,87
2	12,2	lg	100	—	—	—	—	—	—	—	1	10	45	40	4	—	—	—	18,86 ± 0,076	10,91 ± 0,085	1,73
2	11,5	lg	64	—	—	—	—	—	—	—	1	13	34	10	6	—	—	—	18,61 ± 0,111	10,78 ± 0,112	1,73
2	12,5	lg	100	—	—	—	—	—	—	1	7	27	37	23	5	—	—	—	18,39 ± 0,103	10,33 ± 0,090	1,78
3	8,8	lg	100	—	—	—	—	—	—	—	2	41	42	13	2	—	—	—	18,22 ± 0,079	9,60 ± 0,090	1,89
6	11,1	lg	100	—	—	—	—	—	—	13	29	24	15	14	5	—	—	—	17,53 ± 0,140	9,77 ± 0,083	1,80
3	10,1	lg	50	—	—	—	—	—	—	—	12	30	8	—	—	—	—	—	17,42 ± 0,090	9,98 ± 0,086	1,75
3	10,3	lg	100	—	—	—	—	—	1	25	54	20	—	—	—	—	—	—	16,43 ± 0,070	9,37 ± 0,081	1,76
3	6,0	mi	100	—	—	—	—	—	5	25	56	13	1	—	—	—	—	—	16,30 ± 0,076	8,67 ± 0,088	1,88
3	5,0	mi	100	—	—	—	—	—	10	33	50	7	—	—	—	—	—	—	16,04 ± 0,077	8,19 ± 0,091	1,96
2	8,0	mi	100	—	—	—	—	7	13	31	25	21	3	—	—	—	—	—	15,99 ± 0,124	8,63 ± 0,092	1,85
5	7,8	mi	100	—	—	—	—	1	15	48	31	5	—	—	—	—	—	—	15,74 ± 0,080	8,12 ± 0,074	1,94
3	6,6	mi	94	—	—	—	—	2	26	39	24	3	—	—	—	—	—	—	15,50 ± 0,090	8,65 ± 0,100	1,79
5	8,2	mi	84	—	—	—	1	5	22	31	17	8	—	—	—	—	—	—	15,48 ± 0,119	8,64 ± 0,116	1,79
3	6,3	mi	100	—	—	—	—	—	29	50	20	1	—	—	—	—	—	—	15,43 ± 0,073	8,50 ± 0,072	1,82
3	5,6	mi	100	—	—	—	—	3	24	57	15	1	—	—	—	—	—	—	15,37 ± 0,073	7,80 ± 0,088	1,97

| | | |

Tabelle 12. Pollengröße nach Pflanzen geordnet. Stempel- und Staubblattlängen (in Millimetern). Stellung der mittleren Staubblätter in Mittelgriffelblüten.

Pflanze	Datum	Blüte Nr.	Stempel	Lange† Staubblätter	Mittl.* Staubbl.	Stellung der mittl. Staubbl. in der Blüte	Weitere Bemerkungen zum mi Staubbl. ***	Kurze† Staubbl.
M_2 Garten	7. 7. 36	1	8,1	12 —12,3	8,2 7,4	kz, seitlich** kz, seitlich	—	4,2—5,6
	21. 8. 34	2	8	11,5—12,5	8 7,8	kz, unten kz, unten	zu Bestäubung in Kammer	3 —4,5
	30. 6. 34	3	8	11,4—12,3	7,9	kz	Filament rot, zu Bestäubung in Kammer	3,6—4,8
	15. 6. 37	4	8,2	12,3—**12,5**	—	—	—	3,8—4,9
	24. 6. 37	5	8,2	12 —12,8	7	lg, seitlich	—	**3,5**—5
	27. 6. 34	6	8	11 —12	8	lg	zu Bestäubung in Kammer	4 —5
	16. 7. 35	7	—	—	—	lg, oben	zu Bestäubung f. Samenansatz	—
M_2 Balkon	28. 6. 37	8	8	11,5—**12,2**	9,2	lg, unten	—	**3,5**—4,9
	1. 7. 37	9	8,6	12,1—**12,8**	7,4	lg, seitlich	Filament rot	3,5—5,5
	1. 7. 37	10	8,9	11,5—**12,5**	7,8	lg, oben	Filament rot	3,3—**5,2**
	30. 7. 37	11	7,8	9,8—10,7	—	—	—	2,8—**3,7**
	1. 7. 37	12	8,4	10,5—11,3	7,7	lg, seitlich	Filament rot	3,1—**4,5**
M_3 Balkon	29. 6. 37	1	6,5	9,5— 9,9	5	lg+kz, seitlich	2 Antheren	**3,5**—4,1
	16. 6. 37	2	7,1	10,1—**10,4**	—	—	—	4,2—4,7
	25. 7. 37	3	5,8	8,4— **8,9**	—	—	—	3,4—4
	29. 6. 37	4	6,5	8,8— 9,8	5,3	kz, seitlich	—	**3,5**—4,2
	26. 6. 37	5	7,2	**9,2**—10	5,6	lg+kz, seitlich	2 Antheren	**3,6**—4,6
	26. 6. 37	6	7,2	**10,1**—11,2	6,1	kz, unten	—	**3,6**—5
	1. 7. 36	7	6,5	**10** —10,7	6,3	lg+kz, seitlich	2 Antheren, zu Bestäubung f. Samenansatz	4,4—5
	29. 6. 36	8	6	9,4—10,5	6	lg+kz, seitlich	2 Antheren	4,2—5,2
	1. 7. 37	9	6,4	8,6— 9,3	6,6 5,3	lg, unten kz, unten	—	**3,4**—3,6
M_5 Garten	8. 7. 36	1	7,9	11,2—13,1	7,1	kz, oben	—	4,6—5,5
	7. 7. 36	2	8	11 —11,8	8,2	kz, unten	—	4,1—4,5
	20. 6. 37	3	8,3	11,3—12,6	7,8	lg, seitlich	Filament rot	3,2—4,5
	8. 7. 36	4	8,1	12,5—13	6,9	kz, oben	—	4,8—5,5
	8. 7. 36	5	7,4	11,5—12,6	7,3	kz, unten	—	4,2—4,6
	22. 6. 37	6	8	10,6—11,3	5,9	lg+kz	1 Anthere	**3,1**—4,6
	22. 6. 37	7	8,8	11,4—12,2	5,7	kz, seitlich	—	**3,8**—4,8
M_6 Garten entblättert	12. 9. 37	1	8,2	**10,4**—11,2	—	—	—	3,6—**4,6**
	16. 6. 37	2	8,8	**10,9**—11,8	—	—	—	3,9—**4,8**
	8. 7. 36	3	8	10,7—11,6	7,7 7	kz, seitlich kz, seitlich	—	4,2—5,2
L_2 Garten	20. 7. 37	1	8,4	—	5,9—**6,5**	—	—	3,1—**3,8**
	15. 6. 37	2	10,2	—	6,8—**7,1**	—	—	3,7—**4,4**
$L_{1/3}$ Garten	1. 7. 37	1	11,1	—	7,2—8,1	—	—	4,3—4,8
K_1 Garten	15. 6. 37	1	4,6	11,3—**13,2**	**7,6**—8,4	—	—	—
	21. 7. 37	2	2,9	10,0—**10,7**	5,9—**6,8**	—	—	—

† Der Pollen stammt aus dem in Fettdruck angegebenen Staubblatt; wo kein Fettdruck, wurde eine Mischung aus allen Staubblättern verwendet. * Die Blüten M_2 1 und 2, sowie M_3 9 und M_6 3 enthalten je 2 mi Staubblätter. ** „kz, seitlich" bedeutet, daß das mi Staubbl. in der Stellung eines kz Staubbl. steht, und zwar seitlich der Blütenmediane, usw. *** Bei M_2 sind 3 mi Pollenproben zur Bestäubung anderer Stempel von M_2 verwendet worden, die in feuchter Kammer kultiviert wurden. Je 1 mi von M_2 und M_3 wurde zur Bestäubung für Samenansatz verwendet.

Pollenlängen und Längen-Breiten-Quotienten (1 T.Str. = 2,53 μ); Färbung und Stärkegehalt des mittleren Pollens.

lg Pollen		mi Pollen				kz Pollen	
Längen-Mittelwerte	Längen-Breiten-Quotient	Längen-Mittelwerte	Längen-Breiten-Quotient	Färbung der Exine	Stärkekörner	Längen-Mittelwerte	Längen-Breiten-Quotient
19,96 ± 0,12	1,77	14,11 ± 0,088	2,05	gelb	zieml. viel	13,12 ± 0,102	2,13
		13,92 ± 0,074	2,06	gelb	zieml. viel		
19,61 ± 0,093	1,79	14,48 ± 0,085	1,90	gelb	zieml. viel	13,14 ± 0,062	2,02
		14,84 ± 0,079	1,94	gelb	zieml. viel		
19,58 ± 0,088	1,82	15,99 ± 0,124	1,85	hellgrün	zieml. viel	12,46 ± 0,086	2,02
19,50 ± 0,083	1,76	—	—	—	—	—	—
19,38 ± 0,082	1,78	14,93 ± 0,089	1,9	gelb	zieml. viel	13,06 ± 0,084	1,96
18,61 ± 0,111	1,73[1]	15,07 ± 0,104	1,85	gelb	zieml. viel	12,3 ± 0,071	2,08
—	—	15,24 ± 0,138	2,01	gelb	zieml. viel	—	—
18,86 ± 0,076	1,73[1]	14,33 ± 0,093	1,88	hellgrün	wenig bis viel	12,19 ± 0,07	2,01
18,48 ± 0,081	1,76	14,28 ± 0,113	1,97	gelb	zieml. viel	—	—
18,39 ± 0,103	1,78	14,18 ± 0,087	1,89	gelb	zieml. viel	11,58 ± 0,074	2,00
18,39 ± 0,065	1,77	—	—	—	—	12,57 ± 0,062	2,15
—	—	13,59 ± 0,093	1,76	gelb	zieml. viel	11,95 ± 0,066	1,98
18,99 ± 0,079	1,84	16,04 ± 0,077	1,96	gelb	zieml. viel	12,05 ± 0,078	2,00
		12,68 ± 0,073	2,10	gelb	wenig		
18,84 ± 0,09	1,94	—	—	—	—	—	—
18,63 ± 0,098	1,8	—	—	—	—	—	—
18,22 ± 0,076	1,89	12,85 ± 0,064	2,08	gelb	wenig	12,00 ± 0,065	2,02
(18,05 ± 0,085	1,68)[1]	15,37 ± 0,073	1,97	gelb	viel	12,08 ± 0,061	2,16
		12,48 ± 0,068	1,98	gelb	wenig		
17,42 ± 0,09	1,75[2]	12,72 ± 0,071	2,06	gelb	wenig	11,75 ± 0,069	2,12
16,43 ± 0,07	1,76[2]	15,43 ± 0,073	1,82	gelb	viel	11,9 ± 0,063	1,97
		12,57 ± 0,082	1,8	gelb	wenig		
—	—	16,30 ± 0,076	1,88	gelb	viel	—	—
		12,79 ± 0,07	2,03	gelb	wenig		
—	—	15,5 ± 0,09	1,79	gelb	viel	11,43 ± 0,067	1,97
		12,4 ± 0,081	2,03	gelb	wenig		
20,13 ± 0,09	1,82	13,95 ± 0,089	1,98	gelb	zieml. viel	12,85 ± 0,073	2,04
19,04 ± 0,11	1,75	15,48 ± 0,119	1,79	hellgrün	viel	13,46 ± 0,083	1,96
18,99 ± 0,079	1,87	15,74 ± 0,08	1,94	gelb	viel	12,12 ± 0,077	2,11
—	—	14,34 ± 0,091	2,1	gelb	zieml. viel	—	—
—	—	14,15 ± 0,092	1,98	gelb	zieml. viel	13,4 ± 0,087	2,07
—	—	12,77 ± 0,081	2,04	gelb	wenig	11,89 ± 0,065	2,11
—	—	12,44 ± 0,065	1,91	gelb	wenig	11,9 ± 0,071	1,95
19,63 ± 0,091	1,86	—	—	—	—	13,46 ± 0,071	2,06
19,4 ± 0,11	1,87	—	—	—	—	13,53 ± 0,082	2,07
17,53 ± 0,14	1,8[2]	13,89 ± 0,092	2,06	hellgrün	zieml. viel	12,18 ± 0,069	2,08
		12,9 ± 0,096	2,05	gelb	wenig		
—	—	12,89 ± 0,082	2,0	gelb	wenig	11,74 ± 0,068	2,13
—	—	12,66 ± 0,076	2,0	gelb	wenig	11,77 ± 0,058	2,15
—	—	14,81 ± 0,084	2,09	hellgrün	viel	12,42 ± 0,076	2,17
19,69 ± 0,098	1,81	14,56 ± 0,083[3]	1,76	hellgrün	zieml. viel	–	—
		14,14 ± 0,095[3]	1,84	hellgrün	zieml. viel		
18,63 ± 0,079	1,73[1]	13,01 ± 0,071	1,99	gelb	wenig	—	—

[1] Quotient etwas zu klein, Pollen zu breit, wahrscheinlich zu kurz.
[2] Pollen z. T. etwas unregelmäßig, nur die regelmäßigen wurden gemessen.
[3] Pollen aus längstem und kürzestem mi Staubblatt gemessen.

staubblätter anderer Blüten derselben Pflanze. Meine Annahme (1937 b, 149), daß durch die Verwachsung eine gegenseitige Beeinflussung der Pollengröße bei den Doppelstaubblättern stattgefunden haben könnte, trifft also offenbar nicht zu. Außer den genannten Typen zeigt die Pflanze M_3 auch einfache mi Ersatzbildungen für kz Stamina (Blüten 4 u. 6); hier liegt die Pollengröße etwas über der Größe normaler kz Staubblätter derselben Blüte. Bei M_3 zeigt sich also offenbar ein Zusammenhang zwischen dem Typus der Ersatzbildung und der Pollengröße: Vertritt das mi Stamen ein langes, so ist sein Pollen bedeutend größer als wenn es ein kurzes ersetzt. Jedenfalls haben wir hier ein deutliches Beispiel dafür, daß zwischen Staubblattlänge und Pollengröße kein direkter Zusammenhang besteht. — Bei M_2 kann nicht behauptet werden, daß der Typus der Ersatzbildung (d. h. ob das mi ein lg oder ein kz ersetzt) von Einfluß auf die Pollengröße wäre.

Auch das Verhältnis der Pollengrößen der beiden normalen lg und kz Staubblattkreise von Mittelgriffelblüten ist kein konstantes: Man vergleiche bei M_2 das Verhältnis der Pollengrößen in den Blüten 1, 3, 8, 10 u. 11, bei M_5 in den Blüten 2 u. 3, bei M_3 in den Blüten 1 u. 5 (Tab. 12). Auch bei Langgriffeln kommen Unterschiede im Verhältnis der mi und kz Pollengrößen vor (vergl. L_2 mit $L_{1/3}$, Tab. 12).

V. Einfluß von Ernährungsfaktoren auf die Pollengröße.

Während wir bei den oben beschriebenen Übergangsformen zwischen lg und kz Pollen bei Mittelgriffeln nicht wissen, wodurch ihre Entstehung bedingt wird, können aus anderen Beobachtungen Rückschlüsse auf die Wirkung der Ernährung gezogen werden. Tischler (1918 b, 167) hat festgestellt, daß die Unterschiede in der Pollengröße erst in einem späteren Entwicklungsstadium deutlich zum Ausdruck kommen, wobei sich nur die Zellgrößen, nicht aber die Kerngrößen und Chromosomenzahlen voneinander unterscheiden; er ist der Ansicht, daß hier trophische Einflüsse von Bedeutung sind, bezeichnet er doch, wie schon erwähnt wurde, die mittleren und kleinen Pollenkörner gegenüber den großen direkt als Hemmungsbildungen. Auch eigene Beobachtungen sprechen dafür, daß Ernährungsdifferenzen bei der Entstehung der Pollengröße eine Rolle spielen. Eine Veränderung der Ernährung kann auf verschiedene Art durch Verschlechterung der Assimilat- oder der Wasserzufuhr bewerkstelligt werden. Bei Mittelgriffel M_6 wurde durch Entblätterung eine Veränderung der Pollengröße erreicht: 10 Tage nach der Entblätterung maß der lg Pollen in einer Blüte 17,53 Teil-

striche[1]), im nächsten Jahre wurden an derselben nichtentblätterten Pflanze Pollengrößen von 19,63 und 19,4 Teilstrichen gemessen (vgl. Tab. 12). Der kz Pollen wurde durch die Entblätterung in entsprechender Weise beeinflußt. Bei früheren Entblätterungsversuchen aus den Jahren 1922—1926 konnten ebenfalls beträchtliche Größenabnahmen vermerkt werden. — Es treten auch dann Größenunterschiede auf, wenn die Wasserversorgung eingeschränkt ist: Von einem Individuum wurde die eine Hälfte im Gartenbeet bei relativ guter, die andere Hälfte in einem Holzkübel auf einem Balkon bei relativ schlechter Wasserversorgung gezogen. Die auf diese Art für M_2 erhaltenen Werte sind auf Tab. 12 getrennt unter dem Vermerk „Garten" und „Balkon" aufgeführt: Es geht deutlich aus dem Zahlenmaterial hervor, daß die im Garten befindliche Halbpflanze etwas größeren Pollen bildet als die auf dem Balkon stehende.

Es kann auch vorkommen, daß ohne Änderung der Außenbedingungen eine verschieden gute Ernährung der Blüten stattfindet. Wie z. B. Haupt- und Seitenblüten sich durch die Zahl ihrer Blütenteile unterscheiden (Schoute 1932, 201), so kann auch die Pollengröße in verschiedenen Blüten eines Individuums wechseln. Ein typischer Fall wurde bei einem Kurzgriffel beobachtet, der ohne äußere Eingriffe seine Blütezeit im Garten durchlief. Eine Mittelblüte aus dem 4. Dichasium (von unten) eines der größten Blütenstände und die einzige Blüte eines sehr kleinen Seitenblütenstandes ergaben die in Tab. 12 (unten) angeführten Werte: Der mi Pollen der kleinen Blüte hat einen Mittelwert, der 3,9 µ unter demjenigen des mi Pollens der größeren Blüte liegt. Hier entspricht übrigens den Unterschieden in der Pollengröße ein Unterschied in der Staubblattlänge von 1,6 mm.

Diese bis jetzt mehr gelegentlichen Beobachtungen sollen später noch systematisch ausgebaut werden.

VI. Variationsbreite der Pollengröße. Kontinuierliche Reihen.

Bei den früheren Untersuchungen über die Pollengröße von *Lythrum Salicaria* (Bodmer 1927, 331—337) wurde eine gesamte Variationsbreite der Pollenlängen von 21—58 µ gefunden, was durch die neueren Ergebnisse mit verbesserter Methodik bestätigt wird. Durch die Auffindung

1) Ein Teil dieser Pollenkörner aus lg Staubblättern war etwas unregelmäßig in der Form; es wurden nur die regelmäßig gestalteten Pollenkörner gemessen. Die mi und kz Pollenkörner derselben Blüte waren fast alle regelmäßig. — Bei lang andauernder Wirkung führt die Entblätterung, wenn keine Reserven mehr aus den Speicherorganen zur Verfügung stehen, natürlich zur Degeneration.

von Übergangsformen zwischen großem und kleinem Pollen bei Mittelgriffelblüten kommen wir zu dem Resultat, daß ein Individuum imstande ist, eine kontinuierliche Reihe von Pollengrößen zu erzeugen (Schoch-Bodmer 1937b). Das auf Tab. 11 zusammengestellte Material, sowie auch Fig. 4 und die Mikrophotographien Fig. 5 u. 6 beweisen, daß Mittelgriffelpflanzen die Fähigkeit besitzen, alle erdenklichen Zwischenwerte zwischen größten und kleinsten Pollenkörnern

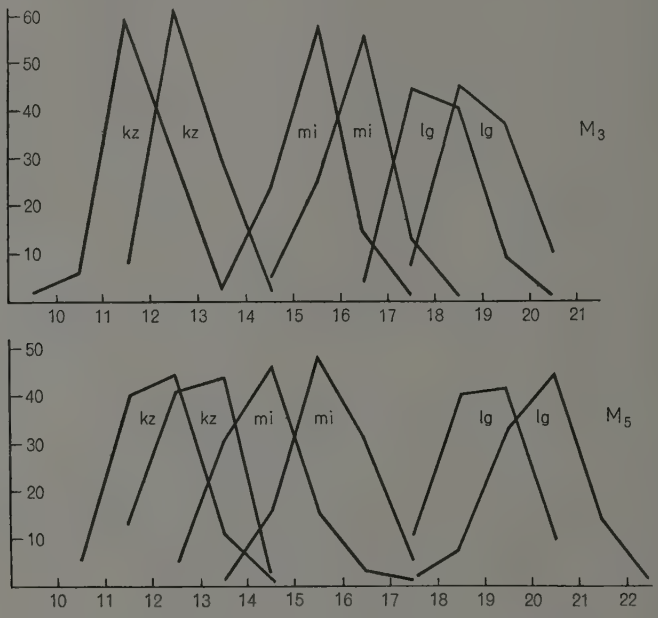


Fig. 4. Transgression der Pollengrößen bei Mittelgriffeln. Bei M_3 und M_5 sind je 6 Größen ausgewählt worden. Die 12 Kurven umspannen den ganzen Größenbereich des *Lythrum Salicaria*-Pollens. 1 T.Str. = 2,53 μ.

hervorzubringen. Es spielt dabei keine Rolle, daß Blüten mit Übergangspollen nur in relativ kleiner Anzahl vorkommen; wichtig erscheint nur die Tatsache, daß solche Übergänge zwischen den Pollengrößen überhaupt möglich sind. Es bleibt abzuwarten, ob auch noch bei Langgriffeln Übergänge von mi zu lg Staubblättern und lg Staubblätter gefunden werden, und bei Kurzgriffeln Übergänge von mi zu kz und von mi zu lg.

VII. Pollengröße und Polleninhalt.

Wie Tischler (1917, 461) zuerst nachwies, unterscheiden sich die verschiedenen Pollensorten von *Lythrum Salicaria* durch ihren Gehalt

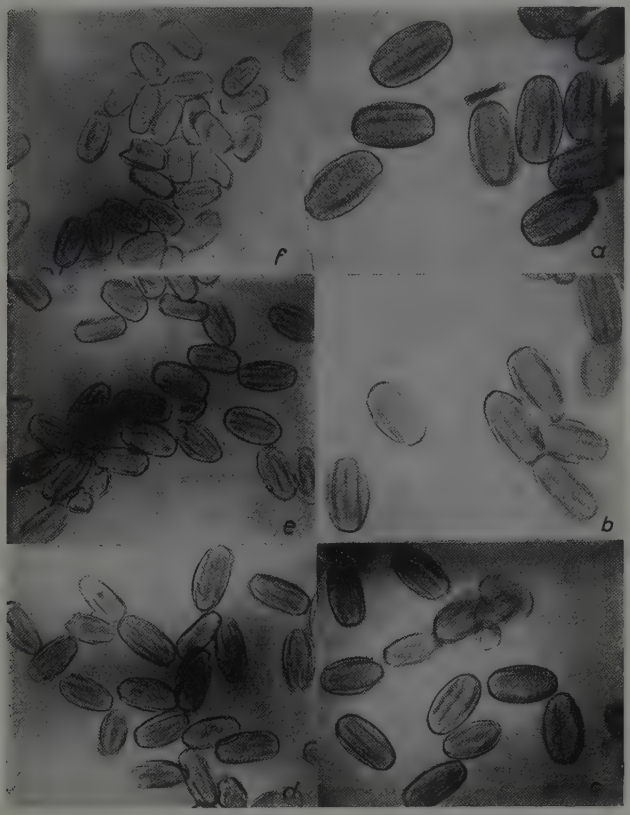


Photo P. Huber, St. Gallen

Fig. 5. Transgression der Pollengrößen. Pollen aus lg, mi und kz Staubblättern des Mittelgriffels M_2: a) lg 49,6 µ (Längen-Mittelwert), b) lg 46,5 µ, c) mi 40,4 µ, d) mi 36,1 µ, e) kz 33,2 µ, f) kz 29,3 µ. Die Pollenproben entsprechen den Werten für die Blüten 2, 10, 3, 9, 2, 10 von M_2 auf Tab. 12; a) und e) stammen also aus einer Blüte, ebenso b) und f). Vergrößerung **260**×.

an Reservestoffen, indem der größte Pollen sehr viel Stärke, der mittlere wenig Stärke und der kleinste keine Stärkekörner enthält (zur Zeit der Anthese). Es wurde später gezeigt (Bodmer 1927, 328), daß alle drei Pollensorten immer auch noch ölige Bestandteile als Reservestoffe auf-

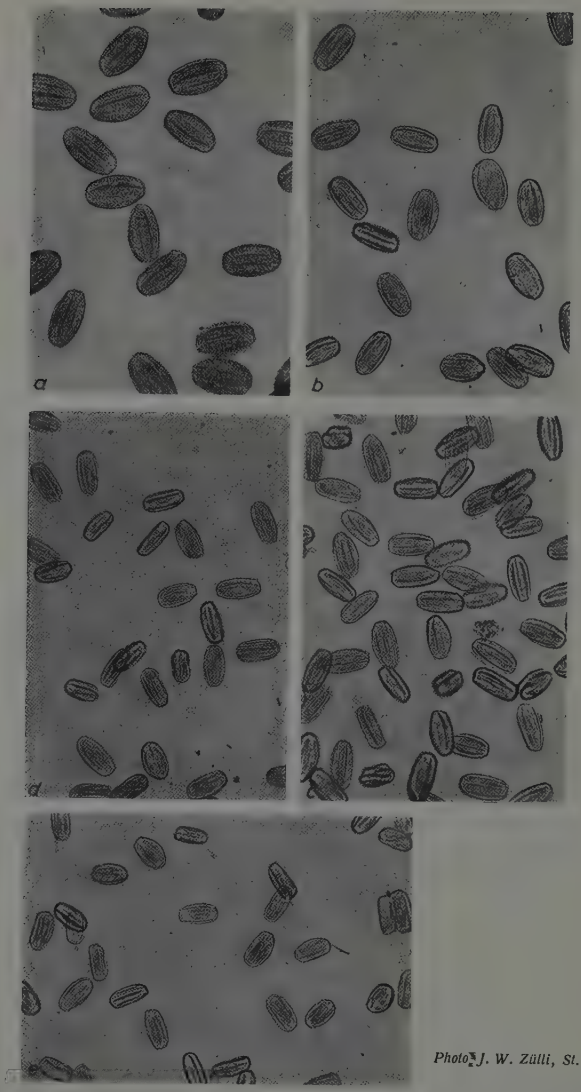


Fig. 6. Transgression der Pollengrößen. Pollen aus lg, mi und kz Staubblättern des Mittelgriffels M_5: a) lg 48,0 µ (Längen-Mittelwert), b) mi 39,8 µ, c) mi 36,3 µ, d) kz 33,9 µ, e) kz 30,1 µ. Die Pollenproben entsprechen den Werten für die Blüten 3, 4, 5, 6 von M_5 auf Tab. 12; a) und b) entstammen derselben Blüte. Vergrößerung **200**×.

weisen. Bei den mi Pollenkörnern von Mittelgriffeln kommen nun alle Übergänge zwischen solchen mit viel Stärke und mit ganz wenig Stärke vor, was in Tab. 12 in der drittletzten Kolonne vermerkt ist. Natürlich ist es nicht möglich, den Stärkegehalt genau quantitativ anzugeben; man muß sich mit Ausdrücken wie „sehr

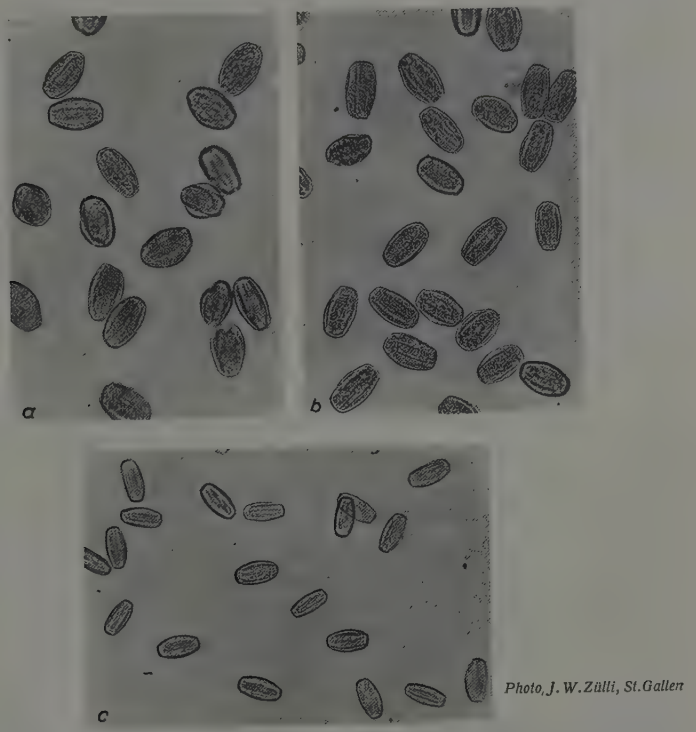


Fig. 7. Mangelnde Korrelation zwischen Pollengröße und Staubblattlänge. Pollen aus lg und mi Staubblättern des Mittelgriffels M_3: a) lg 41,6 μ (Längen-Mittelwert), etwas unregelmäßig, vgl. Blüte 7 von M_3 auf Tab. 12; Staubblattlänge 10 mm. b) mi 39,2 μ, aus 6,6 mm langem Staubblatt, c) mi 31,4 μ, aus 5,3 mm langem Staubblatt. b) und c) stehen nebeneinander in derselben Blüte (vgl. Blüte 9 von M_3 auf Tab. 12). Vergrößerung **200**×.

viel Stärke" „ziemlich viel Stärke" usw. begnügen. Auf den Photographien (Fig. 5—7) ist in den mi Pollenkörnern oft deutlich ein körniger Inhalt zu erkennen. — Auch bei den Lang- und Kurzgriffeln kann der mi Pollen je nach den Ernährungsverhältnissen wenig oder viel Stärke führen. Da der lg Pollen der untersuchten Pflanzen regelmäßig sehr viel Stärke enthielt, der kz Pollen dagegen stärkefrei war oder nur wenige kleine

Körnchen zeigte, wurden auf Tab. 12 keine Angaben über den Stärkegehalt dieser beiden Kategorien gemacht, während für den mi Pollen der Stärkegehalt überall vermerkt ist.

Schon aus dem 1927 verarbeiteten Material geht hervor, daß mit der Zunahme der Pollengröße gewöhnlich auch eine Zunahme des Stärkegehaltes einhergeht. Besonders deutlich ist dies bei den mi Staubblättern der Pflanzen M_3 und M_5 (Tab. 12) erkennbar. Die Zunahme des Stärkegehaltes ist sowohl eine relative wie eine absolute. Es wäre jedoch falsch, daraus den Schluß ziehen zu wollen, daß ein direkter Zusammenhang zwischen Pollengröße und -inhalt besteht. Beim Vergleich verschiedener Pollenproben ergibt sich nämlich, daß einer bestimmten absoluten Pollengröße durchaus nicht auch ein bestimmter Stärkegehalt entspricht. Es soll dies anhand eines konkreten Beispiels erläutert werden: Wir vergleichen Größe und Stärkegehalt bei Staubblättern von M_5: Blüte 3, mi Pollen (15,74 T. Str.), Blüte 4, mi Pollen (14,34 T. Str.) und Blüte 5, kz Pollen (13,4 T. Str.) (vgl. Tab. 12). Der erstgenannte Pollen enthält viel Stärke, der zweite deutlich weniger und kleinkörnigere Stärke als der erste, der dritte gar keine Stärke. Innerhalb jeder Pollenprobe lassen sich nun z. B. Pollenkörner der Größenklasse 14—15 finden (Pollenlänge), die sich aber durch ihren Stärkegehalt voneinander unterscheiden, sowie auch z. T. durch ihren Längen-Breiten-Quotient. Die Pollenkörner der Größenklasse 14—15 sind also bei den drei Pollenproben in bezug auf den Stärkegehalt nicht identisch. Wenn gesagt wurde, daß mit der Zunahme der Pollengröße eine Zunahme des Stärkegehaltes einhergehe, so gilt dies nur in Hinsicht auf die Mittelwerte der Pollengrößen. Innerhalb eines Staubblattes herrscht ein bestimmter Typus des Stärkegehaltes vor, der ziemlich gleichmäßig alle Pollengrößenklassen umfaßt[1]). Es besteht also keine direkte Beziehung zwischen Pollengröße und -inhalt. Demnach zeigt diese Untersuchung, daß für die Charakterisierung eines Pollentypus mindestens Pollenlänge und -breite sowie auch der Reservegehalt angegeben werden muß.

Wahrscheinlich ist in dem Zeitpunkt, wo die Füllung des Pollens mit Reservestoffen erfolgt, die Größe (im Zusammenhang mit der Membranstruktur) schon determiniert. Beide Faktoren (Größe und Reservegehalt) sind durch die Ernährung bedingt, aber in verschiedenen Stadien der Entwicklung.

1) Eine Ausnahme zeigt das mi Staubblatt der Blüte 8 von M_3 auf Tab. 12, in welchem zwei deutlich verschiedene Pollentypen, der eine mit viel, der andere mit wenig Stärke, gefunden wurden. — Es haben natürlich nie alle Pollenkörner einer Anthere genau den gleichen Stärkegehalt.

VIII. Pollengröße und Pollenfärbung.

Die Pollenkörner der lg Staubblätter zeigen bekanntlich in der Regel eine dunkelgrüne Exine, während mi und kz Pollen meist gelb gefärbt sind. Es kommen aber zahlreiche Ausnahmen vor. So kann der lg Pollen bisweilen gelb sein, mi Pollen kann eine intensiv grüne Färbung annehmen (Bodmer, 1927, 326), wobei alle Zwischenstufen von hell-zitronengelb bis smaragdgrün vorkommen. Es wurde schon damals gezeigt, daß zwischen Pollenfärbung und -größe keine direkte Beziehung besteht, was durch die neuen Versuche bestätigt wird. In Tab. 12 ist u. a. auch die Färbung des mi Pollens von Mittelgriffeln angegeben. Es kommen hier, bei einer weiten Größenskala, nur wenige Fälle vor, bei denen der mi Pollen grün ist; im ganzen neigen zwar eher die größeren mi Proben zur Bildung einer grünen Exine, doch zeigt auch hier wiederum M_3 mit seinen mi Doppelstaubblättern, in denen beide Antheren stets gelben Pollen führen, daß eine Korrelation zwischen Größe und Färbung nicht unbedingt bestehen muß. Die Pollenfarbstoffe (sie gehören der Flavon- und der Anthocyangruppe an) gelangen vermutlich aus dem Tapetum in die Exine; es sind nämlich auch sterile, vollständig leere Pollenkörner grün, wenn die Gesamtheit des Pollens einer Anthere grün ist (Bodmer, 1927, 320). Es ist also nicht möglich, daß die Farbstoffe aus dem Polleninhalt stammen. Die Färbung, ob dunkelgrün, hellgrün oder gelb, wird erst 1—2 Tage vor der Blütenöffnung determiniert, wobei der Witterung eine gewisse Rolle zukommt (Schoch-Bodmer, 1937 b, 150). Der Übergang von gelb zu grün beruht vielleicht auf der teilweisen Umwandlung eines Farbstoffes der Flavongruppe in einen solchen der Anthocyangruppe, wodurch sich die verschiedenen Farbtöne zwischen gelb und dunkelblaugrün erklären lassen. Die Pollengröße wird in einem früheren Zeitpunkt festgelegt als die Färbung.

IX. Pollengröße, Pollenschlauchwachstum und Fertilität.

Bei den nicht-heterostylen selbst- und kreuzungssterilen Arten nimmt man an, daß der Erfolg der Bestäubung von Sterilitäts- und Fertilitätsfaktoren abhängig ist (East and Mangelsdorf, 1926; East, 1929; Filzer, 1926 u. a.), während bei den Heterostylen eine Form von „Parasterilität" (Brieger, 1930) vorliegt, die vorwiegend physiologisch bedingt ist[1]). (Bei gleicher genetischer Konstitution unterscheiden sich die beiden Pollensätze einer *Lythrum*-Pflanze durch den Fertilitätsgrad, den sie

1) H. Lehmann (1936, 254/255) weist jedoch darauf hin, daß auch bei den (nicht-heterostylen) kreuzungssterilen *Nicotiana*-Arten eine Erblichkeit in einfach mendelistischer Form nicht vorhanden sein kann.

bei einer andern Form auslösen). Es sind zahlreiche Beobachtungen vorhanden, die zu der Schlußfolgerung führen, daß bei illegitimer Bestäubung eine Hemmung des Schlauchwachstums innerhalb des Griffels eintritt, der die Mehrzahl der Pollenschläuche daran hindert, bis in die Fruchtknotenhöhle vorzudringen: Beobachtungen von Kostoff (1927) bei *Lythrum Salicaria*, Schoch-Bodmer (1930) bei *Fagopyrum esculentum* und Zollikofer (1932) bei *Primula*. Für *Fagopyrum* nahm ich an (1934, 152), daß die Dicke der Schläuche beim Eindringen ins Griffelgewebe eine Rolle spielt; bei den Langgriffeln wachsen nämlich auch die Schläuche der kleinen (eigenen) Pollenkörner immer sehr weit in den Griffel hinein, so daß sie eine größere Länge erreichen als normalerweise bei legitimer Bestäubung; bei den Kurzgriffeln dagegen bleiben die Schläuche der großen (eigenen) Pollenkörner, nachdem sie den Narbenkopf durchwachsen haben, im Griffelhals stecken. Es wurde daher angenommen, daß die Struktur des Griffelgewebes bei den Kurzgriffeln den dicken Pollenschläuchen des großen Pollens ein mechanisches Hindernis entgegensetze. Die Vermutung, daß strukturelle Faktoren am Zustandekommen der Sterilität auch anderer, nicht-heterostyler Pflanzen mitbeteiligt sind, ist zur gleichen Zeit durch Kostoff (1934, 464/465, und 1935, 82) ausgesprochen worden: Bei verschiedenen diploiden und tetraploiden *Tomaten* sollen die Schläuche der großen Pollenkörner (der tetraploiden Pflanzen) nicht in die Griffel der diploiden Pflanzen eindringen können, während umgekehrt die dünneren Schläuche der Pollenkörner diploider Individuen ohne weiteres in die Fruchtknoten der tetraploiden hineinwachsen[1]). In gleicher Weise erklärt Kostoff manche Sterilitätserscheinungen bei *Nicotiana*-Arten, die sich durch ihre Pollenschlauchdicken unterscheiden. — Diese Hypothesen über die mechanische Bedingtheit des Pollenschlauchwachstums im Griffel sind vorläufig aber noch mit Reserve anzuwenden. Eine Beobachtung von Wulff (1935, 96) bei *Narthecium* scheint nämlich sehr dafür zu sprechen, daß die Pollenschläuche eine weitgehende Anpassungsfähigkeit an die Struktur ihres Wachstumsmediums besitzen: Bei Kultur in vitro werden nämlich die Schläuche 5—6 mal so breit wie im Leitgewebe des Griffels![2]) Es ist auch bei Heterostylen nicht von der Hand zu weisen, daß, bei anfänglich

1) Schlösser (Züchter 8, 1936) erklärt die Befruchtungsverhältnisse bei diesen Tomaten durch Unterschiede ihres osmotischen Wertes.

2) Aus den Befunden Wulffs kann auch gefolgert werden, daß es unzulässig ist, die Länge der Pollenschläuche in vitro und im Griffel miteinander oder gar die Wachstumsgeschwindigkeit in vitro mit der Geschwindigkeit innerhalb des Griffels zu vergleichen.

verschiedener Schlauchdicke, eine Anpassung des Schlauchdurchmessers an das Leitgewebe stattfinden könnte. Beobachtungen in diesem Sinne wurden neuerdings sowohl bei *Fagopyrum* wie bei *Lythrum* gemacht.

Für trimorph Heterostyle hat Brieger (1930, 211) ein rein theoretisches Schema des Schlauchwachstums aufgestellt; er läßt alle „illegitimen" Schläuche schon im obersten Teil des Griffels stecken bleiben, bemerkt aber, daß die Verhältnisse viel komplizierter sind. Schon Strasburger (1886, 83) fand, daß kz und mi Pollen auf den Narben der Langgriffel normal keimt und die Schläuche ein Stück weit in den Griffel hineinsendet. Die Beobachtungen Strasburgers konnten bestätigt und dahin erweitert werden, daß alle drei Haupttypen des Pollens (lg, mi und kz) im Langgriffel Schläuche von „legitimer" Länge bilden. Auch die mi und kz Schläuche erreichen hier eine Länge, die derjenigen entspricht, die sie bei normaler legitimer Bestäubung haben. In manchen Fällen sind die Langgriffel sogar mit ihrem eigenen mi Pollen fertil (Tab. 13), worauf auch Stout (1923, 447) hingewiesen hat. Bei Mittelgriffeln hängt die Schlauchlänge nach illegitimer Bestäubung stark von der Griffelbeschaffenheit ab. Wie erwähnt, kann die Griffellänge gegen Ende der Blütezeit abnehmen, wobei dann pseudohomostyle Blüten entstehen, die mit dem eigenen kz Pollen selbstfertil sind (Tab. 13 bei M_3). Bei anderen Mittelgriffeln, die im Durchschnitt längere Griffel bilden als die vorgenannten, besteht eine gewisse Fertilität bei Selbstbestäubung mit eigenem lg Pollen, während die Schläuche des kz Pollens oft schon im Griffelhalse endigen (Tab. 13 und 14 bei M_2). Bei einem Kurzgriffel wurde nach Selbstbestäubung mit beiden Pollensorten kein Samenansatz erhalten; die Schläuche von lg und mi Pollen bleiben hier dicht unterhalb des Griffelhalses stecken. — Es kann also bei *Lythrum* von einer rein mechanischen Deutung der Hemmung des Schlauchwachstums keine Rede sein, zumal die Schlauchdicken bei mi und kz Pollen oft fast gleich groß sind (jedenfalls eine weitgehende Transgression ihrer Durchmesser zeigen) und sich trotzdem mi und kz Pollen prinzipiell verschieden verhalten können. Dennoch scheint ein deutlicher Zusammenhang zwischen mittlerer Pollengröße und Fertilitätsgrad zu bestehen. Von besonderem Interesse sind da die Resultate, die bei Selbstbestäubung von Mittelgriffeln mit dem Pollen aus eigenen mittleren Staubblättern erhalten wurden. Da erst die Untersuchungen der letzten zwei Jahre zur Auffindung von Übergangsbildungen zwischen eigentlichem mi und lg Pollen sowie zwischen kz und eigentlichem mi Pollen führten, nahm ich vorher an, daß dem mi Pollen von Mittelgriffeln immer eine „normale" mittlere Größe zukommen müsse. Aus diesem

Tabelle 13.

Samenansatz nach legitimer Kreuz- und nach Selbstbestäubung[1]).

Art der Verbindung	Anzahl bestäubter Blüten	Anzahl entwickelter Kapseln	Mittlere Samenzahl pro Kapsel
L_1 selbst kz	2	0	0
L_1 selbst mi	3	1	8
$L_1 \times M_2$ lg	2	2	79
L_2 selbst kz	14	0	0
L_2 selbst mi	24	6	34
$L_2 \times M_2$ lg	11	10	121
M_1 selbst kz	5	2	32
$M_1 \times M_2$ lg	7	0	0
$M_1 \times L_2$ mi	6	4	52
M_2 selbst kz	9	0	0
M_2 selbst mi	4	4	99
M_2 selbst lg	8	4	49
$M_2 \times L_2$ mi	5	5	109
M_3 selbst kz	35	14	50
M_3 selbst mi	4	4	69
M_3 selbst lg	8	0	0
$M_3 \times L_2$ mi	4	4	64
M_5 selbst kz	5	0	0
M_5 selbst lg	5	1	64
$M_5 \times L_2$ mi	3	3	96
K_1 selbst mi	9	0	0
K_1 selbst lg	11	0	0

Grunde wurde die Pollengröße anfänglich nur in wenigen Fällen gemessen. Es spielte noch mit, daß zur Erzielung eines vollen Samenansatzes eine möglichst reichliche Bestäubung wünschbar ist (mit der meist nur in Einzahl vorhandenen mi Anthere der betreffenden Mittelgriffelblüte). Es bleibt dann zur Messung der Pollengröße und Bestimmung des Stärkegehaltes häufig nicht mehr genügend Pollen übrig. Bei M_2 ist von vier selbstbestäubten Blüten nur bei einer die Größe des mi Pollens bestimmt worden (Blüte 7), ebenso bei M_3 (Büte 7, Tab. 12)[2]). Die Sachlage wird bei M_3 dadurch noch besonders kompliziert, daß die Doppelstaubblätter zweierlei Pollengrößen bilden, die bei der Bestäubung nicht voneinander getrennt wurden. (Bei der Messung lassen sich dagegen

1) Diese Tabelle ist übernommen aus Schoch-Bodmer (1937a, 64).

2) Die Samenzahl betrug in der betreffenden Kapsel von M_2 106, von M_3 83.

Tabelle 14.

Bestäubung und Schlauchwachstum bei Stempeln, die in feuchter Kammer über 0,5 Mol Rohrzuckerlösung mit eigenem Pollen bestäubt wurden. (Temperatur 18—20° C. Längen mit Obj. 3 und Okularmikrometer 6 ×.)

Pflanze Datum	Zeit nach der Bestäubung, in Stdn.	mi Pollenlänge (1 T. Str. = 2,53 μ)	Griffellängen	Pollenschlauchlängen nach Bestäubung mit eigenem Pollen		
				lg *	mi	kz **
M_2						
26. 6. 34	6	—	360, 330, 360	35—120	210—230	30
26. 6. 34	6	—	340, 330, 320	35—70	170	25—30
27. 6. 34	24	15,07 ± 0,104	340, 340, 360	30—340	bis unten	50
28. 6. 34	48	—	300, 305, 310	20—300	bis unten	25
28. 6. 34	48	—	365, 350, 380	40, einzelne weiter	bis unten	50
30. 6. 34	36	15,99 ± 0,124	360, 365, 360	30, einzelne weiter	bis unten	30—50
30. 6. 34	36	—	340, 350	30—35	bis unten	—
5. 7. 34	24	—	330, 320, 320	30	bis unten	40—60
21. 8. 34	24	14,48 ± 0,085	360, 340, 355	20—65 einzelne weiter	bis unten	30, einzelne bis 240
M_3						
27. 6. 34	24	—	280, 270, 260	35	bis unten	45
28. 6. 34	48	—	235, 240, 260	30—70	bis unten	30
M_1						
21. 8. 34	24	—	220, 240, 220	30—70, einzelne bis unten	bis unten	25

* Bei Bestäubung mit lg Pollen wachsen häufig eine Anzahl Schläuche in die Fruchtknotenhöhle hinunter, namentlich bei M_3. Daneben sind immer größere Bündel von kurzen, stark stärkehaltigen Schläuchen zu erkennen, auf die sich die Zahlen beziehen.

** In allen diesen Griffeln konnte durch Herausdrücken der Schläuche mit Sicherheit die Grenze der Schlauchbündel festgestellt werden.

die beiden Typen durch Größe und Stärkegehalt gut voneinander unterscheiden; bei den übrigen Doppelstaubblättern wurde vor der Messung eine Trennung der beiden Antheren vorgenommen.) Die Angaben über die Fertilität nach Bestäubung mit eigenem mi Pollen sind also noch sehr unvollständig, da in 6 von 8 Fällen die Pollengröße nicht bekannt ist. Immerhin geht aus der Tab. 13 mit Deutlichkeit hervor, daß der mi Pollen von Mittelgriffeln den gleichen Fertilitätsgrad erzeugt wie normaler mi Pollen eines Langgriffels. Zahlreiche Nachkommen aus der Verbindung M_2 mit eigenem mi Pollen haben sich bis jetzt normal entwickelt und sind z. T. schon zum Blühen gekommen; auch von M_3 sind in entsprechender Weise Nachkommen erhalten worden.

Zur Ergänzung der Fertilitätsversuche wurden abgeschnittene bestäubte Stempel in feuchten Kammern über 0,5 Mol Rohrzuckerlösung (volummolar) mit Vaselin an ein paraffiniertes Deckglas geklebt und mit Pollen der verschiedenen Typen bestäubt, je ein Stempel mit lg, mi oder kz Pollen derselben Blüte. Nach einer bestimmten Zeit wurde dann das Pollenschlauchwachstum gemessen. Tab. 14 gibt über die Resultate Aufschluß: bei Selbstbestäubung mit mi Pollen wachsen in den Mittelgriffeln ganze Bündel von Schläuchen in die Frucktknotenhöhle hinunter[1]); es wird genau das gleiche Ergebnis erhalten, wie wenn mit mi Pollen eines Lang- oder Kurzgriffels bestäubt wurde. Bestäubung mit eigenem lg oder kz Pollen ergibt bei M_2 nie ein solches bündelweises Herunterwachsen der Schläuche, doch kommt es häufig vor, daß ein Teil der lg Schläuche in den Fruchtknoten dringt; bei Pflanze M_3, die meist kürzere Griffel besitzt als M_2, sind es dagegen die kz Schläuche, die in manchen Fällen herunterwachsen können.

Für M_2 sind drei Pollenproben verschiedener Größe gemessen worden, mit denen solche Bestäubungen in feuchter Kammer ausgeführt wurden (Tab. 14, Kolonne 3). Die Ergebnisse bei M_2 und M_3 lassen erkennen, daß, wenigstens bei Mittelgriffeln, ein ziemlich weiter Spielraum der Pollengröße zu einem Bestäubungserfolg führt. Es darf natürlich nicht angenommen werden, daß die Pollengröße als solche maßgebend für den Erfolg einer Bestäubung ist. Es könnten vielmehr quantitative oder qualitative Beziehungen zwischen Polleninhalt (vielleicht Reservestoffen) und Leitgewebe vorliegen, bis zu einem gewissen Grade auch die erwähnten morphologisch-strukturellen Komponenten. Saugkraftunterschiede, wie sie schon mehrmals vermutet worden sind (vgl. von Ubisch, 1925, 329) konnten bei den verschiedenen Formen von *Fagopyrum* und *Lythrum* nicht gefunden werden. Auch Hemmungsstoffe chemischer Natur können nicht gut in Frage kommen; bei Anwesenheit solcher Substanzen wäre es nicht erklärlich, wieso in den Langgriffeln alle drei Pollenschlauchtypen gleich gut wachsen und Längen erreichen, die ungefähr den Größenverhältnissen der Pollenkörner entsprechen, und warum bei manchen Mittelgriffeln die lg Schläuche, bei andern die kz Schläuche in größerer Zahl in den Fruchtknoten dringen.

1) Durch Behandlung mit Chloralhydrat läßt sich das ganze Leitgewebe mitsamt den Pollenschläuchen vom äußeren Griffelgewebe trennen. Die Leitzellen werden nämlich zu einem zusammenhängenden Strang verkittet, wenn die Pollenschläuche bündelweise hinunterwachsen. Dringen dagegen nur einzelne oder Gruppen von Schläuchen in den Griffel ein, so kann man mit Chloralhydrat bei leichtem Druck auf das Deckglas eine Trennung der Leitgewebezellen bewirken. Außerdem kann durch Jodzugabe den Schläuchen eine etwas dunklere Gelbfärbung erteilt werden als dem Griffelgewebe; auch werden in lg-Schläuchen die Stärkekörner sichtbar gemacht.

Es wird durch Variation der Versuchsbedingungen vielleicht mit der Zeit gelingen, Pollengröße und Griffellänge teilweise zu beeinflussen. Ein genaues Studium der Struktur und Physiologie von Leitgewebe und Pollen muß dann mit den Größenmessungen parallel gehen und wird hoffentlich dazu beitragen, weitere Aufklärungen über das Fertilitätsproblem der Heterostylen zu bringen.

X. Zusammenfassung der Hauptresultate.

1. Lufttrockene Pollenkörner von *Lythrum Salicaria* behalten bei direkter Einbettung in Canadabalsam ihre Form, Größe und Färbung während mindestens $1^1/_2$ Jahren unverändert bei. Als Vergleichsbasis für die verschiedenen Messungen wurden der größte Durchmesser (Länge) und der Quotient aus diesem und dem Querdurchmesser (Breite) der ellipsoidischen Pollenkörner gewählt.

2. Staubblatt- und Stempellängen eines Individuums können zu verschiedenen Zeiten, aber auch bei gleichzeitig blühenden Blüten eine sehr große Modifikationsbreite aufweisen. Die Längenunterschiede der oberen und unteren Staubblätter innerhalb eines Kreises werden, wie Umkehrversuche zeigen, durch die Wirkung der Schwerkraft ausgelöst. Bei Mittelgriffeln kommen einzelne Blüten vor, in denen eine oder zwei Übergangsbildungen zwischen langen und kurzen Staubblättern auftreten; diese besitzen entweder die gleiche Länge wie die Stempel, können aber auch kürzer oder länger sein. Ihre Stellung ist die von normalen langen oder kurzen Staubblättern und nicht an eine bestimmte Symmetrieachse der Blüte gebunden. In einigen Mittelgriffelblüten treten auch Doppelstaubblätter mit 2 Nerven und 2 Antheren an Stelle von 2 benachbarten Staubblättern (lang + kurz) auf. Es kommt auch Ersatz von einem kurzen durch ein langes Staubblatt vor.

3. Innerhalb desselben langen oder kurzen Staubblattkreises wurden bei Mittelgriffeln keine Unterschiede in der Pollengröße von längsten und kürzesten Staubblättern festgestellt. Die Übergangsformen zwischen kurzen und mittellangen Staubblättern bei Mittelgriffeln lassen jedoch deutliche Pollengrößen-Unterschiede gegenüber den kurzen Staubblättern erkennen. Der Pollenmittelwert ist im allgemeinen um so größer, je länger die Staubblätter sind. Eine direkte Beziehung zwischen Staubblattlänge und Pollengröße besteht aber nicht. Die Pollengrößen aus zwei gleich langen Staubblättern oder aus den beiden Antheren eines Doppelstaubblattes können sehr verschieden sein. Auf Mittelgriffelpflanzen wurden alle Übergänge zwischen kleinsten und größten Pollenvarianten und Pollenmittelwerten gefunden. Wenn auch die Zahl der Blüten mit Übergangsstaubblättern nur eine kleine ist, so haben wir

doch den Beweis, daß die Mittelgriffel befähigt sind, nicht nur zwei Pollentypen, sondern alle denkbaren Pollengrößen zwischen 21—58 μ Länge und 9—34 μ Breite zu erzeugen.

4. Die Pollenkörner der normalen Staubblattkreise können durch Veränderung der Ernährungsbedingungen ebenfalls beträchtliche Größenänderungen erfahren. Eine Herabsetzung der Assimilat- oder der Wasserzufuhr kann zur Abnahme der Pollengröße führen. Aber auch unter gleichbleibenden Außenbedingungen können Unterschiede der Pollengröße bei ein und demselben Individuum vorkommen, je nachdem die Blüten von kräftigen Haupttrieben oder schwachen Seitentrieben stammen.

5. Zwischen Pollengröße und Polleninhalt besteht insofern eine Korrelation, als die Pollenkörner mit größerem Mittelwert meist auch einen größeren Gehalt an Stärkekörnern aufweisen als die mit kleinerem Mittelwert. Es ergeben sich in bezug auf den Stärkegehalt ebenfalls kontinuierliche Reihen. Innerhalb einer Anthere gehören aber alle Pollen-Größenklassen demselben Reservestoff-Typus an: einzelne Pollenkörner gleicher Länge, die aus verschiedenen Antheren mit verschiedenen Längen-Mittelwerten stammen, können sich durch ihren Stärkegehalt sowie durch das Längen-Breiten-Verhältnis ihrer Durchmesser voneinander unterscheiden. Zur Charakterisierung eines Pollentypus ist daher nicht nur die Angabe seiner mittleren Größe (Länge und Breite), sondern auch die Bestimmung des Reservestoff-Typus nötig.

6. Die Pollenfärbung zeigt alle Übergänge von hellgelb über gelbgrün zu dunkelblaugrün. In der Regel neigt der Pollen mit größerem Mittelwert eher zu einer grünen Färbung. Aber auch hier besteht kein direkter Zusammenhang. Innerhalb einer Anthere zeigen sämtliche Pollenkörner denselben Farbton. Einer bestimmten Pollengröße entspricht somit keine bestimmte Färbung, wenn man gleich große Pollenkörner aus verschiedenen Antheren vergleicht. Die Determinierung der Pollengröße erfolgt wahrscheinlich viel früher als die Bildung der Exine-Farbstoffe und die Füllung des Pollens mit Reservestoffen. Die Rolle, die den Tapetenzellen bei der Entstehung der Farbstoffe und bei der Reservespeicherung der Pollenkörner zukommt, ist noch nicht näher bekannt.

7. Die Fertilität einer Bestäubung ist, nach den bisherigen Erfahrungen zu urteilen, weitgehend von der Griffellänge und der Pollengröße (Pollen-Mittelwert) abhängig. In dieser Beziehung sind namentlich die Mittelgriffel mit mehr als zwei Pollentypen von Interesse, bei denen auch eine große Modifikationsbreite der Griffellänge vorhanden ist. Weil hier, bei gleichbleibender genotypischer Grundlage, die verschiedensten Pollengrößen und Griffellängen gebildet werden, besteht die Möglichkeit, die Fertilitätsfrage auf rein morphologisch-physiologischer Grundlage in

Angriff zu nehmen. — Die Pollengröße kann natürlich nicht als solche für den Grad der Fertilität bestimmend sein, sondern sich höchstens indirekt durch die Größe der Keimporen, resp. der Schlauchdicke und durch die Quantität des Reservestoffgehaltes oder des Plasmagehaltes auswirken. Es ist dabei zu beachten, daß einzelne Pollenkörner, z. B. die Minusvarianten eines mittelgroßen Pollens und die Plusvarianten eines kleinen Pollens aus verschiedenen Staubblättern, die gleiche Größe besitzen können, sich aber in bezug auf ihre Fertilität verschieden verhalten, was mit Unterschieden des Polleninhalts in Zusammenhang stehen muß. Nur so ist es erklärlich, warum z. B. Kurzgriffel mit den Minusvarianten von mittelgroßem Pollen keinen Samenansatz ergeben, was der Fall sein müßte, wenn die Pollengröße allein für den Fertilitätsgrad ausschlaggebend wäre. — Über die Beziehungen zwischen Pollenschlauchwachstum und Struktur der Leitgewebezellen in den verschiedenen Griffeltypen liegen noch keine Untersuchungen vor.

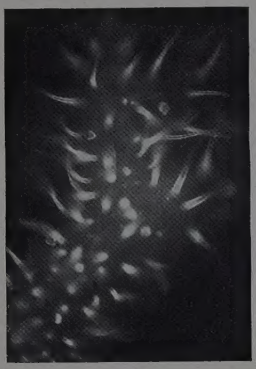
Literaturverzeichnis.

Barlow, N., Inheritance of the three forms in trimorphic species. Journ. Genet. **13,** 133—146 (1923). — Bodmer, H., Die Reservestoffe bei einigen anemophilen Pollenarten. Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich **66,** 339—346 (1921). — Dies., Beiträge zum Heterostylieproblem bei *Lythrum Salicaria* L. Flora N. F. **22,** 306—341 (1927). Brieger, Fr., Selbststerilität und Kreuzungssterilität im Pflanzenreich und Tierreich. Berlin 1930, 395 S. — Correns, C., Lang- und kurzgrifflige Sippen bei *Veronica gentianoides*. Biolog. Zentralbl. **43,** 610—630 (1923). — De Winton, D., and J. B. S. Haldane, The genetics of *Primula sinensis*. II. Segregation and interaction of factors in the diploid. Journ. Genet. **27,** 1—44 (1933). — East, E. M., The inheritance of heterostyly in *Lythrum Salicaria*. Genetics **12,** 393—414 (1927). — Ders., Self-sterility. Bibliogr. Genet. **5,** 331—370 (1929). — Ders. and A. J. Mangelsdorf, Studies on self-sterility. VII. Heredity and selective pollen-tube growth. Genetics **11,** 466—481 (1926). — Ernst, A., Zur Blütenbiologie und Genetik von *Primula longiflora* All. Veröff. Geobot. Instit. Rübel **3,** 628—654 (1925). — Ders., Weitere Untersuchungen zur Phänanalyse, zum Fertilitätsproblem und zur Genetik heterostyler Primeln. 1. *Primula viscosa* All. Arch. Jul. Klaus-Stiftg. f. Vererbungsforsch., Sozialanthrop. u. Rassenhyg. **8,** 1—215 (1933). — Ders., Weitere Untersuchungen zur Phänanalyse, zum Fertilitätsproblem und zur Genetik heterostyler Primeln. 2. *Primula hortensis* Wettstein. Arch. Jul. Klaus-Stiftg. **9,** 1—280 (1936 a). — Ders., Heterostylie-Forschung. Versuche zur genetischen Analyse eines Organisations- und „Anpassungs"-Merkmales. Zeitschr. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre **71,** 156—230 (1936 b). — Ders., Untersuchungen zur Phänanalyse, zum Fertilitätsproblem und zur Genetik heterostyler Primeln. 3. Die F_1-Bastarde *Pr.* (*hortensis* × *viscosa*). Arch. Jul. Klaus-Stiftg. **13,** 1—381 (1938 a). — Ders., Stammesgeschichtliche Untersuchungen um Heterostylieproblem. Ber. Schweiz. bot. Ges. **48,** 85—238 (1938 b). — Ferguson, M. C., and E. B. Coolidge, A cytological and a genetical study of *Petunia* IV. Pollen grains and the method of studying them. Journ. Botany **19,** 644—658 (1932). — Filzer, P., Die Selbststerilität von *Veronica syriaca*. Zeitschr. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre **41,** 137—197 (1926). — Firbas, F., Der pollenanalytische Nachweis des Getreidebaus. Zeitschr. Bot. **31,** 447—478 (1937). — Fischbach, C., Untersuchungen an den beiden heterostylen Leinarten *Linum hirsutum* und *Linum viscosum* und ihren Bastarden. Zeitschr. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre **65,** 180—242 (1933). — Freiburg, M., Entwicklungsphysiologische Untersuchungen über den Einfluß einiger Narkotika auf die heterostyle Leinart *Linum austriacum*. Planta **20,** 659—687 (1933). — Haldane, J. B. S.,

Some natural populations of *Lythrum Salicaria*. Journ. Genet. **32,** 393—397 (1936). — Kawecka, B., Über die Veränderlichkeit des Pollens bei einigen Oenotheren. Bull. Acad. Polon. Sci. et Lettres, Ser. B. Sci. Nat., 329—359 (1926). — Kostoff, D., Pollen-tube growth in *Lythrum Salicaria*. Proceed. Nat. Acad. Sci. U. S. A. **13,** 253—255 (1927). — Ders., Studies on the pollen-tubes. II. The dependence between the potency of the pollen-tube growth in foreign styles and the thickness of the pollen-tubes and chromosome number. Current Sci. **2,** 464—466 (1934). — Ders., Studies on pollen-tubes. I. The growth potency of the pollen-tubes in *Nicotiana* in connection with the length of the styles and some other factors. Bull. Instit. Genet. Leningrad No. 10, 65—82 (1935). — Krumbholz, G., Untersuchungen über die Scheckung der Oenotheren, insbesondere über die Möglichkeit der Entstehung von Periklinalchimären. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. **62,** 187—260 (1926). — Laibach, F., Zur Vererbung der physiologischen Heterostylieunterschiede. Ber. Dtsch. bot. Ges. **46,** 181—189 (1928). — Ders., Die Bedeutung der homostylen Formen für die Frage nach der Vererbung der Heterostylie. Ber. Dtsch. bot. Ges. **47,** 584—596 (1929). — Lehmann, H., Über interspezifische Kreuzungssterilität in der Gattung *Nicotiana*. Zeitschr. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre **72,** 207—257 (1936). — Piech, K., Über die Veränderlichkeit der Pollenkörner von *Linaria genistifolia* Mill. und einiger anderer Pflanzen. Bull. Soc. Polon. d. Natur., Kosmos. **47,** 412—482 (1922). — Pohl, Fr., Die Pollenkorngewichte einiger windblütiger Pflanzen und ihre ökologische Bedeutung. Beih. Bot. Zentralbl. **57 A,** 112—172 (1937). — Pope, M. A., Pollen morphology as an index to plant relationship. Bot. Gazette **80,** 63—73 (1925). — Renner, O., Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Oenotheren. Zeitschr. Bot. **11,** 305—380 (1919). — Schäppi, H., Untersuchungen über die Narben- und Antherenstellung in den Blüten der Primulaceen. Arch. Jul. Klaus-Stiftg. **9,** 133—236 (1934). — Schmucker, Th., und H. Griffel, Entwicklungsphysiologische und morphologische Untersuchungen über Blüten und Blütenveränderungen. Planta **25,** 384—418 (1936). — Schoch-Bodmer, H., Zur Heterostylie von *Fagopyrum esculentum*. Ber. Schweiz. bot. Ges. **39,** 4—15 (1930). — Dies., Zum Heterostylieproblem: Griffelbeschaffenheit und Pollenschlauchwachstum bei *Fagopyrum esculentum*. Planta **22,** 149—152 (1934). — Dies., Zur Methodik der Größenbestimmung von Pollenkörnern, mit besonderer Berücksichtigung von *Corylus Avellana*. Ber. Schweiz. bot. Ges. **45,** 62—70 (1936). — Dies., *Lythrum Salicaria* L., in: „Lebensgesch. d. Blütenpfl. Mitteleuropas", Lief. 53/54, 9—76 (1937 a). — Dies., Einfluß verschiedener Faktoren auf die Pollenbeschaffenheit bei *Lythrum Salicaria* L. Verhandl. Schweiz. Naturforsch. Ges. 149—150 (1937 b). — Schoute, J. C., Über die Morphologie der Heterostylie, insbesondere bei *Lythrum Salicaria* L. Recueil trav. bot. Néerland. **25 A,** 271—340 (1928). — Ders., On pleiomery and meiomery in the flower. Recueil trav. bot. Néerland. **29,** 164—226 (1932). — Stout, A. B., Studies of *Lythrum Salicaria* L. I. The efficiency of self-pollination. Amer. Journ. Bot. **10,** 440—449 (1923). — Ders., Studies of *Lythrum Salicaria* L. II. A new form of flower in this species. Bull. Torrey Bot. Club **52,** 81—85 (1925). — Strasburger, E., Über fremdartige Bestäubung. Jahrb. wiss. Bot. **17,** 50—98 (1886). — Tischler, G., Pollenbiologische Studien. Zeitschr. f. Bot. **9,** 417—488 (1917). — Ders., Das Heterostylie-Problem. Biol. Zentralbl. **38,** 461—479 (1918 a). Ders., Untersuchungen über den anatomischen Bau der Staub- und Fruchtblätter bei *Lythrum Salicaria* L. mit Beziehung auf das „Illegitimitätsproblem". Flora, N. F., **11,** 162—193 (1918 b). — Tschermak-Seysenegg, E., Über die Genik des Dimorphismus und das Vorkommen von Homostylie bei Primeln. Anz. Akad. Wiss. Wien, 165—166 (1935). — von Ubisch, G., Genetisch-physiologische Analyse der Heterostylie. Bibliogr. Genet. **2,** 287—342 (1925). — Dies., Das Fertilitätsproblem im Pflanzenreich. Zeitschr. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre **67,** 225—241 (1934). — Dies., Beeinflussung der Heterostyliemerkmale von *Oxalis stricta* durch *Ustilago oxalidis*. Proceed. K. Akad. Wetensch. Amsterdam **38,** 3—10 (1935). — Walter, H., Protoplasma- und Membranquellung bei Plasmolyse. Jahrb. wiss. Bot. **62,** 145—213 (1923). — Wulff, H. D., Ein Vergleich zwischen Kultur- und Griffelpräparaten von Pollenschläuchen von *Narthecium ossifragum*. Beih. Bot. Zentralbl. **54 A,** 83—98 (1935). — Zollikofer, Cl., Untersuchungen zum Fertilitätsproblem der Heterostylen. Planta **16,** 763—787 (1932).

Druck von Ant. Kämpfe, Jena

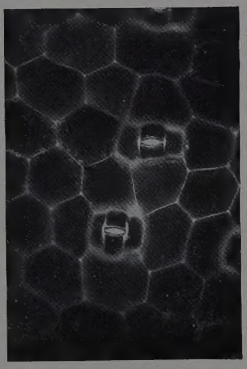
1



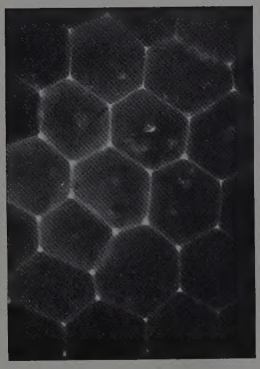
2

3

4



5



6

7

8

9

Strugger.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.

Geschnittene Drogen

Ein Hilfsbuch für Unterricht und Praxis

Von

Dr. Ulrich Weber
a. o. Professor an der Universität Würzburg

Mit 169 Abbildungen im Text nach Zeichnungen des Verfassers

83 S. gr.8° 1938 steif brosch. RM 4.—

Inhalt: Die wichtigsten Reagentien. / Kräuter- und Blattdrogen. / Blüten. / Früchte und Samen. / Hölzer. / Rinden. / Wurzeln und Rhizome. / Verschiedenes.

Der Text dieses Hilfsbuches für die praktische Untersuchung geschnittener Drogen. (Kräutertees) bringt in kurzer und handlicher Form die Merkmale, die an der Konzisdroge auffällig oder wichtig sind. Unter dem gleichen Gesichtspunkt sind die Abbildungen gezeichnet, durch die sich das Buch Webers grundlegend von anderen unterscheidet.

Tabellen zur Bestimmung der wichtigeren mitteleuropäischen Giftpflanzen im blütenlosen Zustand

Von

Dr. Ernst Julier und Dr. Rudolf Köhler-Wieder
Wien

Mit 138 Abbildungen im Text

VI, 105 S. gr.8° 1938 steif brosch. RM 5.—

Diese Tabellen sind als praktisches Hilfsmittel gedacht. Es werden 88 einheimische Pflanzen und 20 eingeführte Nutz- und Zierpflanzen beschrieben, denen auf Grund der durch sie hervorgerufenen Giftwirkungen am menschlichen und tierischen Organismus sowohl vom medizinischen und veterinärmedizinischen als auch vom volkswirtschaftlichen Standpunkt aus große Bedeutung zukommt.

Der Aufbau der Tabellen wurde auf Grund mehrjähriger praktischer Erfahrungen bei Heuuntersuchungen vorgenommen; die Auswahl der hier geführten Pflanzen erfolgte nach Berücksichtigung der einschlägigen Fachliteratur auf Grund der Häufigkeit und Stärke der Giftwirkung. Aus praktischen Gründen wurde eine Einordnung der behandelten Arten in drei Abteilungen durchgeführt, wobei in der ersten und zweiten Abteilung krautige Pflanzen und in der dritten Abteilung Holzgewächse geführt werden.

Organographie der Pflanzen

insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen

Von

Dr. Karl Goebel

Professor an der Universität München

Dritte, umgearbeitete Auflage / Drei Teile

Erster Teil: **Allgemeine Organographie.** Mit 621 Abbild. im Text. IX, 642 S. gr.8° 1928 RM 30.—, geb. 32.—*

Inhalt: I. Einleitung. / II. **Die Organbildung auf den verschiedenen Stufen des Pflanzenreichs.** 1. Organbildung bei niederen Pflanzen. 2. Organanlegung und Verzweigung. 3. Vegetationsorgane der Samenpflanzen. 4. Fortpflanzungsorgane. / III. **Die Symmetrieverhältnisse der Pflanzen.** 1. Die polare Differenzierung. 2. Die Polarität am Sproß. 3. Die laterale Symmetrie. 4. Dorsiventrale Ausbildung. 5. Die Symmetrieverhältnisse der Blüten. 6. Die Symmetrieverhältnisse der Wurzeln. 7. Symmetrieverhältnisse der Sporogonien, Sporangien und Samen. / IV. **Organumbildung, Verkümmerung, Verwachsung und Teilung (Spaltung).** / V. **Verschiedenheit der Organbildung auf verschiedenen Entwicklungsstufen: Jugendformen und Folgeformen.** / VI. **Die Abhängigkeit der Organbildung von inneren und äußeren Faktoren.** 1. Beeinflussung der Gestalt durch räumliche Beziehungen. 2. Die gegenseitigen Beziehungen (Korrelationen) der Pflanzenorgane. 3. Die Beeinflussung der Symmetrie und der Organausbildung durch Außenbedingungen. / Namen- und Sachregister.

Zweiter Teil: **Bryophyten. / Pteridophyten.** Mit 850 Abbild. im Text. X und S. 643—1378 gr.8° 1930 RM 35.—, geb. 37.—*

Inhalt: **A) Bryophyten.** I. Einleitung. / **II. Lebermoose.** 1. Die Gestaltung der Vegetationsorgane. 2. Die anatomische Gliederung. 3. Die Beziehungen der Organbildung zu den Lebensbedingungen. 4. Ungeschlechtliche Vermehrung der Lebermoose. 5. Fertile Sprosse und Schutz der Sexualorgane und Sporogonien. 6. Die Embryonen und Sporogonien. 7. Sporenkeimung. / **III. Laubmoose.** 1. Die Vegetationsorgane. 2. Die Beziehungen der Laubmoose zur Außenwelt. 3. Ungeschlechtliche Vermehrung. 4. Gametangienstände und Sporogonbildung. 5. Sporenverbreitung. — **B) Pteridophyten.** I. Einleitung. / **II. Gametangien, Gametophyt- und Embryobildung.** 1. Gametangien. 2. Die Gestaltung der Prothallien. 3. Die Embryobildung. / **III. Gestaltung der Vegetationsorgane.** 1. Allgemeines. 2. Bewurzelung. 3. Sproßgestaltung bei den einzelnen Gruppen. 4. Mutationen bei Farnen. 5. Vegetative Vermehrung. / **IV. Sporophylle und Blüten.** / **V. Die Sporangien und die Sporen.** / Register.

Dritter Teil: **Samenpflanzen.** Mit 437 Abbild. im Text. X und S. 1379—2078 gr.8 1933 RM 38.—, geb. 40.—

Inhalt: **I. Samen und Embryo.** / **II. Die Wurzel.** / **III. Der Sproß.** 1. Allgemeines über Blattbildung. 2. Grundzüge der Blattentwicklung. 3. Die Blätter der Gymnospermen. 4. Die Blattbildung der Angiospermen. 5. Verzweigung und Arbeitsteilung der Sprosse. / **IV. Die Blütenbildung der Gymnospermen.** 1. Die Blütengestaltung. 2. Sporangien. **V. Die Blüte der Angiospermen.** 1. Allgemeines. 2. Die Blütenhüllen. 3. Das Androeceum. 4. Das Gynaeceum. 5. Die Abblüherscheinungen (oder die postfloralen Veränderungen). 6. Die Fruchtbildung. 7. Nektarien und Nektarienbehälter. 8. Heteranthie und umgebildete Blüten. 9. Die Mikrosporangien der Angiospermen. 10. Die Makrosporangien der Angiospermen. / Namen- und Sachregister.

Ergänzungsbände

I.: **Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung.** Zweite, neubearbeitete Auflage. Mit 278 Abbild. im Text. X, 565 S. gr.8° 1924 RM 20.—, geb. 22.—*

II.: **Blütenbildung und Sproßgestaltung. (Anthokladien und Infloreszenzen.)** Mit 219 Abbildungen im Text. VII, 242 S. gr.8° 1931 RM 16.—, geb. 18.—